



# Alometría generalizada para la estimación de la biomasa aérea total de plantas leñosas: marco teórico general y aplicaciones

## Generalized allometry for the estimation of total aerial biomass of woody plants: Theoretical general framework and its applications

Fernando Paz Pellat<sup>\*1</sup>, Alma Velázquez Rodríguez<sup>2</sup>, Cristóbal Sánchez Sánchez<sup>3</sup>, Víctor Salas Aguilar<sup>4</sup>, Jorge Méndez González<sup>5</sup>, Miguel Acosta Mireles<sup>6</sup> y Juan Abel Nájera Luna<sup>7</sup>

<sup>1</sup> GRENASER, Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

<sup>2</sup> Universidad Autónoma del Estado de México. *Campus* El Cerrillo. Facultad de Ciencias. Toluca, Estado de México, México.

<sup>3</sup> Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Postgrado en Ciencias Forestales. Montecillo, Estado de México, México.

<sup>4</sup> Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Geoinformática. Cuauhtémoc, Chihuahua, México.

<sup>5</sup> Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Departamento Forestal, Saltillo, Coahuila, México.

<sup>6</sup> Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Valle de México. Texcoco, Estado de México, México.

<sup>7</sup> Instituto Tecnológico de El Salto. División de Estudios de Posgrado e Investigación. Durango, Durango, México.

\* Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

### RESUMEN

La cuantificación de la biomasa aérea y carbono total es importante en el contexto de los mercados del carbono y la productividad forestal, por lo que es necesario el desarrollo de métodos cuantitativos costo-efectivos que reduzcan la incertidumbre en sus estimaciones. El uso de ecuaciones alométricas entre la biomasa aérea total y volumen del fuste o total y entre el diámetro normal y la altura total es práctica común en la evaluación de recursos forestales, donde se usan modelos específicos y generalizados, con diferentes niveles de incertidumbre. En la literatura se han propuesto diversas metodologías para simplificar el uso de tales relaciones alométricas, sugiriendo algunas con bases correctas, pero sin explorar sus implicaciones y matemáticas asociadas. En este trabajo se presenta un marco teórico general de las relaciones entre constantes y exponentes, así como entre exponentes, de ciertas ecuaciones alométricas, usando bases matemáticas relativamente simples. Seguido del desarrollo del marco teórico, se usa una base de parámetros de relaciones alométricas y un conjunto de bases de datos de mediciones de campo. Con lo anterior se obtiene, como resultado las estimaciones que son comparables a las ecuaciones alométricas clásicas, pero con el uso de solo la relación altura total-diámetro normal. Se exploran las consecuencias de la propuesta teórica y se generan recomendaciones para cambiar el paradigma en los desarrollos alométricos tradicionales para plantas leñosas.

**PALABRAS CLAVE:** carbono, estimaciones locales y generalizadas, relación entre constantes y exponentes, unidades de medida.

### ABSTRACT

Estimates of total aerial biomass and carbon are important in relation to carbon markets and forest productivity, so it is important to develop cost-effective methods that reduce the uncertainty in the estimates. The use of allometric equations between total aerial biomass, and trunk or total volume, and normal diameter and total height is common practice in forest inventories, with the use of specific and generalized models, with different levels of uncertainty. In the literature, various methodologies have been proposed to simplify the use of allometric relationships, with some proposals with correct bases, but without exploring their implications and understanding the associated mathematics. In this paper a general theoretical framework of the relations between the exponents and constants and, between exponents of the allometric equations is presented, using as a base simple mathematics. The theoretical framework is applied to a base of parameters of allometric relationships and a set of data bases of field measurements, resulting in estimations comparable to the classic allometric equations, but only with the use of the relationship between total height and normal diameter. The theoretical proposal is explored in its consequences, generating recommendations for a paradigm shift in the allometric developments for woody plants.

**KEYWORDS:** carbon, local and generalized estimations, relations among constants and exponents, measurement units.

## INTRODUCCIÓN

La estimación de la biomasa aérea de los árboles (especies leñosas) es necesaria para evaluar el contenido de carbono aéreo y su dinámica (Brown, 1997; Peterson *et al.*, 2012); además, es crítica para el entendimiento de los ciclos de nutrientes en la productividad forestal (Hughes, Kauffman y Jaramillo, 1999; Augusto, Ranger, Ponette y Rapp, 2000). Debido a lo anterior, es importante desarrollar métodos costo-efectivos que permitan aprovechar íntegramente la información de los inventarios forestales entre otros esquemas de muestreo.

Con relación a los mercados de carbono, para el mecanismo REDD (Reducción de emisiones por deforestación y degradación forestal evitada), la evaluación de la incertidumbre de los almacenes y flujos de carbono es un factor crítico, sin el cual su implementación no es posible (Nickless, Scholes y Archibald, 2011; Pelletier, Kirby y Potvin, 2010). Los errores de estimación de la biomasa o carbono en los inventarios forestales y otros tipos de muestreo son, principalmente, función de errores de muestreo, de medición, de selección del modelo de estimación, de estimación de los parámetros del modelo y de representatividad espacial (Parresol, 1999; Chave *et al.*, 2004; Picard, Henry, Mortier, Trotta y Saint-Andre, 2012; Picard, Boyemba y Rossi, 2015a; Sileshi, 2014; Temesgen, Affleck, Poudel, Gray y Sessions, 2015). La incertidumbre asociada a la selección de un modelo matemático para estimar la biomasa y carbono de las plantas es la principal fuente de incertidumbre (Pelletier *et al.*, 2010; Molto, Rossi y Blanc, 2013; Picard *et al.*, 2015a).

La biomasa aérea de las plantas leñosas puede estimarse usando el concepto de alometría (Gayon, 2000) que establece relaciones del tipo  $Y = kX^z$  (Huxley, 1924, 1932) entre la variable a estimar y la usada en forma indirecta para la estimación, que generalmente es más fácil de medir en campo. En el caso de la biomasa aérea, las variables que se usan para la estimación son el diámetro a la altura del pecho o diámetro normal (D) y la altura total (H) de las plantas, estableciéndose relaciones funcionales para evaluar la biomasa aérea (B) (Brown, Gillespie y Lugo, 1989; Chave *et al.*, 2005; Vargas *et al.*, 2017) en las que

destacan las expresiones: (1)  $B = aD^b$ ; (2)  $B = p(D^2H)^q$  y (3)  $B = rD^sH^t$ . El argumento de la inclusión de la altura de las plantas en las ecuaciones alométricas es porque contribuye a la disminución de los errores de estimación (Feldpausch *et al.*, 2012; Chave *et al.*, 2005 y 2014), aunque otros autores argumentan que la mejora no es significativa (Molto *et al.*, 2013; Paul *et al.*, 2016). La relación entre la altura (H) y el diámetro normal (D) es generalmente del tipo potencial (Niklas, 1994; O'Brien, Hubell, Spiro, Condit y Foster, 1995; Feldpausch *et al.*, 2011 y 2012; Hulschof, Swenson y Weiser, 2015): (4)  $H = mD^n$ , aunque los modelos asintóticos se ajustan bien a la relación H-D (Thomas, 1996; Feldpausch *et al.*, 2012; Hulschof *et al.*, 2015), reflejando la condición de no crecimiento en H en árboles maduros, con D continuando en crecimiento.

Las ecuaciones alométricas generalmente se desarrollan para especies y lugares específicos, por lo que su uso fuera de este contexto conlleva alta incertidumbre (Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2003; Temesgen *et al.*, 2015), dada la dependencia de los parámetros de las ecuaciones en el tipo de vegetación, clima, estructura de la población, arquitectura de las plantas, condición del sitio, ontogenia, entre otras (Nuno, Tomé, Tomé, Soares y Foster, 2007; Wutzler, With y Schumacher, 2008; Genet *et al.*, 2011; Chave *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2016; Forrester *et al.*, 2017). Para poder realizar inventarios de biomasa y carbono a escala regional o nacional se han realizado compendios de ecuaciones alométricas (Ter-Mikaelian y Korzukhin, 1997; Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2004; Lambert, Ung y Raulier, 2005; Henry *et al.*, 2011; Návar, Ríos, Pérez, Rodríguez y Domínguez, 2013; Rojas-García, de Jong, Martínez y Paz, 2015) susceptibles de usarse en inventarios forestales. En lo general, el modelo de la ecuación  $B = aD^b$  es el más usado en las compilaciones nacionales o regionales; aunque existen modelos más complejos que aparentemente fueron seleccionados por tener menores errores de estimación que el potencial. Por lo general, en la práctica de inventarios de biomasa y carbono se selecciona el modelo con menor error de estimación, para realizar las “mejores” estimaciones dada la especie y región de análisis; aunque la selección del



“mejor” modelo depende de la métrica de incertidumbre usada: coeficiente de determinación, raíz del error cuadrático medio, error estándar de los residuales, entre otros (Goodman, Phillips y Baker, 2014; Picard *et al.*, 2015a).

Una alternativa al uso de ecuaciones alométricas específicas es el uso de ecuaciones generalizadas (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012) a nivel global o pantropical, que habitualmente son del tipo de la ecuación  $B = p(D^2H)^q$ . Estas ecuaciones han sido criticadas por no representar condiciones locales (van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2011; Ngomanda *et al.*, 2013; Paul *et al.*, 2016) y por generar errores mayores al uso de ecuaciones alométricas específicas locales. No obstante, algunos trabajos muestran que las ecuaciones generalizadas no dependen de condiciones locales (Chave *et al.*, 2014), por lo que pueden dar estimaciones razonables (Case y Hall, 2008).

La ecuación alométrica  $Y = kX^z$  tiene la propiedad de pasar por el origen (0, 0), lo que induce patrones de sesgo y mayor peso a valores pequeños cercanos al origen cuando no se cumple esta condición (Huxley, 1932; Zar, 1968; Pattyn y van Huele, 1998; Packard y Boardman, 2008). Por lo general, esta ecuación se ajusta a datos empíricos usando la transformación logarítmica  $\ln(Y) = \ln(k) + z\ln(X)$ , pero induce sesgos al realizar la transformación inversa (Baskerville, 1972; Sprugel, 1983; Miller, 1984). La ecuación transformada logarítmicamente reduce la influencia de valores extremos (“outliers”) (Packard, 2009; Packard *et al.*, 2011), por lo que se debe tener cuidado con las estimaciones y con los sesgos asociados a estos valores. El uso de la transformación logarítmica cambia el problema de estimación en un proceso no lineal (Packard, 2009), donde los ajustes estadísticos por mínimos cuadrados (minimización del error cuadrático de estimación) en el espacio aritmético y el logarítmico son procesos diferentes (Zar, 1968). Al usar el método de mínimos cuadrados ordinario, la transformación logarítmica junto con el requerimiento de que la ecuación alométrica pase por (0, 0) en el espacio aritmético, produce estimaciones donde los valores pequeños (cercanos al origen) tienen mayor peso que los valores

altos (Zar, 1968; Packard y Boardman, 2008; Packard, 2009; Packard *et al.*, 2011), lo que provoca un sesgo en la estimación del exponente  $z$ , rotación de la línea de ajuste (Packard y Boardman, 2008; Packard, Birchard y Boardman, 2011), particularmente cuando la variable  $X$  tiene errores de medición o muestreo (Warton, Wright, Falster y Westoby, 2006), produciendo buenos ajustes para los valores pequeños y malos para los valores altos.

La corrección de los sesgos estadísticos inducidos por la transformación inversa, aun cuando matemáticamente es correcta, siempre se aproxima bajo diferentes consideraciones e hipótesis (Finney, 1941; Bradu y Mundlak, 1970; Baskerville, 1972; Beauchamp y Olson, 1973; Duan, 1983; Snowdon, 1991; El-Shaarawi y Viveiros, 1997; Shen y Zhu, 2008). La evaluación de los métodos de corrección de sesgos (Lee, 1982; Smith, 1993; Hui, Terblanche, Chown y McGeoch, 2010; Sheng y Zheng, 2011; Clifford, Cressie, England, Roxburgh y Paul, 2013) presenta información de buenos y malos resultados, lo que depende de las propiedades de los datos usados y su conformación a las hipótesis y consideraciones de los métodos evaluados. Para evitar el problema de corrección de sesgos se argumenta fuertemente que debe preferirse un proceso de regresión no lineal para el ajuste de la ecuación alométrica (Packard, 2017) sin el uso de la transformación logarítmica. El uso de técnicas de regresión no lineal es relativamente fácil de implementar (Motulsky y Ransnas, 1987).

Otra propuesta para generar ecuaciones alométricas generalizadas es a través del uso de los parámetros de los modelos de ajuste, como el modelo potencial  $B = aD^b$ , donde se extraen puntos (D, B) (uniformemente espaciados en relación con D, generalmente) para las especies a agrupar y así ajustar un modelo alométrico a los puntos generados (Pastor, Aber y Melillo, 1984). Este enfoque de construcción de ecuaciones alométricas generalizadas se ha utilizado en los Estados Unidos (Jenkins *et al.*, 2003) y Europa (Muukkonen, 2007), pero el problema es que la ecuación generalizada representa valores promedio de las ecuaciones específicas, particularmente cuando las ecuaciones específicas se obtienen mediante la trans-

formación logarítmica  $\ln(B) = \ln(a) + b\ln(D)$ , la cual genera estimaciones sesgadas que requieren corrección. El uso de datos uniformemente espaciados de los modelos alométricos específicos es un procedimiento sesgado, ya que no considera que el modelo potencial (transformación logarítmica) da mayor peso a los valores pequeños que a los altos (Zar, 1968; Packard, 2009). La evidencia experimental (Cunia, 1987; Chave, Riéra y Dubois, 2001; Zianis, 2008) muestra que la varianza de B condicional a D varía con D, soportando la necesidad de usar esquemas de regresiones ponderadas por D (mayor peso para D grande) (Cunia, 1987). Lo ideal es utilizar los datos originales D y B para el ajuste, pero generalmente esta información no está disponible, sino solo métricas parciales del error de estimación (p.ej. el coeficiente de determinación), por lo que no es posible estimar los intervalos de confianza de los modelos. Un esquema posible es utilizar simulaciones condicionadas al coeficiente de determinación, para generar un punto (D, B) y ajustar la ecuación general a la nube de puntos multiespecie o multisitio de muestreo generados (Wayson, Carillo y Birdsey, 2015).

Las diferencias en los resultados de las estimaciones cuando se usan ecuaciones alométricas generalizadas que incorporan H, en relación con el uso de ecuaciones locales, se atribuyen a las diferencias en la alometría entre H y D (Ngomanda *et al.*, 2013), por lo que es importante considerar este factor en las estimaciones simplificadas y generalizadas.

El desarrollo de ecuaciones alométricas locales (en una zona o región particular) a través de métodos destructivos es un proceso intensivo en tiempo y recursos, por lo que su generalización se limita a la escala de interés (p.ej. regional o nacional). Para poder realizar estimaciones a escala local, en forma equivalente al desarrollo de ecuaciones alométricas locales usando métodos destructivos, es necesario replantear el problema de estimación usando relaciones que simplifiquen los requerimientos de información, manteniendo los niveles de incertidumbre de los enfoques convencionales (alometría local). En esta perspectiva, el análisis y comprensión

de los patrones matemáticos asociados a la alometría permite generar conocimientos con una base sólida, para replantear el problema de estimación alométrico.

La interpretación de los parámetros  $k$  y  $z$  de la ecuación alométrica  $Y = kX^z$  ha sido discutida desde hace tiempo (Lumer, 1939; Lumer, Anderson y Hersh, 1942; White y Gould, 1965), concluyéndose que el parámetro  $z$  está relacionado con el proceso en análisis, pero la constante  $k$  no tiene una interpretación biológica y su valor es dependiente de las unidades de medida utilizadas. Con relación a la constante  $k$ , Kaitaniemi (2008) ha argumentado que esta representa efectos ambientales, los cuales son enmascarados por el método de ajuste. La relación entre los parámetros  $a$  y  $b$  de la ecuación  $B = aD^b$  ha sido analizada empíricamente usando un conjunto de ecuaciones alométricas para la misma especie (diferentes sitios de muestreo) o para un conjunto de especies diferentes para establecer una relación potencial  $a = Ab^{-B}$  (Zianis y Mencuccini, 2004; Návar, 2009 a,b y 2010a; Méndez, Turlan, Ríos y Nájera, 2012; Sileshi, 2014; Tjeuw, Mulia, Slingerland y van Noordwijk, 2015), donde A y B son constantes del ajuste estadístico. Adicionalmente se ha establecido una relación exponencial  $a = A \exp(-Bb)$  (Fehrmann y Kleinn, 2006; Zapata-Cuartas, Sierra y Alleman, 2012; Zhang *et al.*, 2016), donde A y B son constantes del ajuste estadístico.

En el caso de la relación entre H y D,  $H = mD^n$ , se han establecido también relaciones entre los parámetros  $m$  y  $n$ , pero con mayor variación (Djomo, Ibrahima, Saborowski y Gravenhorst, 2010; Lines, Zavala, Purves y Coomes, 2012; Zhang *et al.*, 2016; Fayolle *et al.*, 2016).

El establecimiento de una relación entre los parámetros de la ecuación  $B = aD^b$  y  $H = mD^n$ , permite simplificar el proceso de estimación, ya que solo se requiere un parámetro (constante o exponente) para estimar el otro. En el caso de los exponentes de las relaciones alométricas, Ketterings, Coe, van Noordwijk, Ambagau y Palm (2001) mostraron que para el caso de la relación  $B = uD^vH$ , el uso de la ecuación  $H = mD^n$ , ecuación (4), sustituida en esta, genera la relación  $b = v + n$  de su comparación con  $B = aD^b$ , ecuación (1). Algo similar se estableció para el caso



de la relación planteada por Schumacher y Hall (1933)  $V = gD^bH^i$  (Zianis y Mencuccini, 2004; Nívar, 2010b), donde  $V$  es volumen, por lo que al sustituir  $H = mD^n$  en esta ecuación se establece  $b = b + jn$  con relación a  $B = aD^b$ . En el contexto de la teoría de escalamiento metabólico o modelo WBE (West, Brown y Enquist, 1999), Price, Enquist y Savage (2007), Nívar (2010b) y Zhang *et al.* (2016) establecieron las relaciones entre los exponentes ( $b$ ,  $d$  y  $n$ ) de  $B = aD^b$ ,  $B = cH^d$  y  $H = mD^n$ , permitiendo estimar el exponente  $b$  o  $d$  con el conocimiento del exponente  $n$ , el cual puede estimarse en forma rutinaria de los datos de inventarios forestales que tomen mediciones de  $D$  y  $H$ .

El uso conjunto de las relaciones entre los parámetros de las relaciones alométricas, ecuaciones (1) a (4), además de las relaciones entre sus exponentes, permite simplificar el problema de estimación a requerimientos de información mínimos. Este enfoque se ha utilizado en forma empírica por Zianis y Mencuccini (2004) y Zianis (2008), obteniendo resultados relativamente aceptables. Algo similar realizaron Zhang *et al.* (2016), con buenos resultados. No obstante estos antecedentes de modelos conceptuales (teóricos y empíricos), el marco teórico general no se ha explorado para explicar los resultados o sus alcances y limitaciones, para poder extenderlo más allá de hipótesis o modelos subyacentes; con la excepción de Nívar (2010b) que planteó el enfoque en términos de la reducción de la dimensionalidad del problema.

## OBJETIVOS

En este trabajo se presenta un marco teórico generalizado (“relaciones de relaciones”; Gavrikov, 2017) para el establecimiento de las relaciones entre los parámetros (constantes y exponentes) de las relaciones alométricas, así como entre los exponentes, sin considerar hipótesis alguna. Los desarrollos se ejemplifican con evidencia experimental de un conjunto de bases de datos de mediciones de biomasa, altura y diámetro (basal y normal) de diferentes especies y de diferentes sitios de muestreo de una misma especie, así como compilaciones de parámetros de modelos alométricos ajustados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Relación entre constantes y exponentes de ecuaciones alométricas relacionadas

Para la comprensión de las relaciones alométricas es necesaria una breve introducción a los conceptos forestales de estimación del material leñoso aéreo (tronco y ramas, considerando la corteza) de un árbol, tales como su volumen ( $V_L$ ) en metros cúbicos y biomasa ( $B_L$ ) en kilogramos, los cuales pueden relacionarse como (Schumacher y Hall, 1933; Cannell, 1984):

$$B_L = \rho V_L \quad (1)$$

donde  $\rho$  medida ( $\text{kg m}^{-3}$ ) es la densidad del material leñoso, supuesta igual para el fuste y ramas.

El volumen del tronco o fuste ( $V_F$ ), en metros cúbicos y supuesto como de forma cilíndrica, se aproxima como (Cannell, 1984)

$$V_F = CM(AB)(H) = CM\left(\frac{\pi}{4}\right)(D^2H) = a_{vf}D^2H \quad (2)$$

$$AB = \frac{\pi D^2}{4} \quad (3)$$

donde  $a_{vf}$  es una constante que integra los factores definidos en la ecuación (2),  $AB$  es el área basal ( $\text{m}^2$ ) suponiendo una forma cilíndrica del fuste,  $D$  (m) es el diámetro normal medido (altura de medición a 1.3 m),  $H$  la altura total medida (m) y  $CM$  un coeficiente mórfico en relación con un cilindro que típicamente está entre 0.4 y 0.6 (Dawkins, 1961; Cannell, 1984).

La biomasa total aérea ( $B$ , en kg) de un árbol puede establecerse como:

$$B = \rho (V_F)(FEB)(FU) \quad (4)$$

$$B = \left[\rho \left(\frac{\pi}{4}\right)(CM)(FEB)(FU)\right][D^2H] = a_{v0}(D^2H) \quad (5)$$

donde FEB es el factor de expansión de la biomasa del fuste a la del total del árbol (incluyendo hojas) y FU es un factor de unidades (cuando no son dimensionalmente correctas). La constante  $a_{v0}$  engloba los factores definidos en la ecuación (5). Con relación a las unidades de medida, es práctica común que D se mida en cm, por lo que FU debe definirse en relación con esta unidad. La relación (5) se usa para estimar la biomasa a partir de  $(D^2H)$  (Chave *et al.*, 2005).

Cuando se aplica la ecuación (5) o la ecuación (2) en (4), se consideran las desviaciones del modelo mediante el uso de una ecuación potencial:

$$B = a_{vf}(V_F)^{b_{vf}} \quad (6)$$

$$B = a_v(D^2H)^{b_v} \quad (7)$$

donde  $a_{vf}$ ,  $a_v$ ,  $b_{vf}$ ,  $b_v$  son parámetros del ajuste empírico por regresión estadística. El exponente  $b_v$  habitualmente tiene valores menores o iguales a 1.0 (Cannell, 1984; Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012).

En el contexto de aproximaciones empíricas, la biomasa total aérea B puede estimarse de:

$$B = a_d D^{b_d} \quad (8)$$

$$B = a_h H^{b_h} \quad (9)$$

con relaciones empíricas asociadas:

$$H = a_{hd} D^{b_{hd}} \quad (10)$$

$$D = \left(\frac{1}{a_{hd}}\right)^{\frac{1}{b_{hd}}} H^{\frac{1}{b_{hd}}} = a_{dh} H^{b_{dh}} \quad (11)$$

La relación entre los exponentes de las relaciones (7) a (11) se puede establecer fácilmente de la siguiente manera:

Al sustituir la ecuación (10) en la (7) se obtiene

$$B = (a_v a_{hd}) D^{b_v(2+b_{hd})} \quad (12)$$

la cual, al compararla con la ecuación (8) permite establecer:

$$a_d = a_v (a_{hd})^{b_v} \quad (13)$$

$$b_d = b_v(2 + b_{hd}) \quad (14)$$

Algo similar se obtiene al sustituir la ecuación (11) en la (7) y comparar el resultado con la ecuación (9):

$$a_h = a_v \left(\frac{1}{a_{hd}}\right)^{\frac{2b_v}{b_{hd}}} \quad (15)$$

$$b_h = b_v \left(\frac{b_{hd} + 2}{b_{hd}}\right) = b_v \left(1 + \frac{2}{b_{hd}}\right) \quad (16)$$

Si se parte de que el objetivo es estimar B con la ecuación (8) o (9), las relaciones (13) y (14) o (15) y (16) establecen que para el caso  $b_v = 1$  es posible obtener el valor del parámetro  $b_d$  o  $b_h$  del parámetro  $b_{hd}$ . Si se desconocen  $a_v$  y  $b_v$ , entonces no es posible establecer una relación simple con  $a_d$  y  $b_d$ , o  $a_h$  y  $b_h$ . Price *et al.* (2007), Nívar (2010b) y Zhang *et al.* (2016), encontraron las mismas relaciones en el contexto del modelo WBE de ramificación fractal de plantas vasculares (West *et al.*, 1999) y, bajo la consideración de  $b_v = 1$ . A diferencia de este enfoque teórico, los desarrollos que se presentan son consecuencia directa del sistema de ecuaciones definido, sin ninguna consideración de tipo teórico, solo derivaciones matemáticas simples.

Además, del modelo de la ecuación (7), en la práctica también se usa el siguiente:

$$B = a_p D^{b_p} H^{c_p} \quad (17)$$

por lo que se puede usar el procedimiento previo para determinar:



$$a_d = a_p (a_{hd})^{c_p} \quad (18)$$

$$b_d = b_p + c_p b_{hd} \quad (19)$$

$$a_h = a_v \left( \frac{1}{a_{hd}} \right)^{\frac{b_p}{b_{hd}}} \quad (20)$$

$$b_h = c_p + \left( \frac{b_p}{b_{hd}} \right) \quad (21)$$

$$a_d = B_o \exp [-\ln(D_o) b_d] \quad (23)$$

$$\ln(a_d) = \ln(B_o) - \ln(D_o) b_d \quad (24)$$

donde el punto de intersección en el espacio log-log estará dado por  $[\ln(D_o), \ln(B_o)]$  y en el aritmético por  $(D_o, B_o)$ .

Al sustituir las ecuaciones (13) y (14) en la ecuación (24) se obtiene la relación entre las constantes y exponentes  $a_v, a_{hd}, b_v$  y  $b_{hd}$ :

$$\ln(a_v) + b_v \ln(a_{hd}) = \ln(B_o) - b_v \ln(D_o) (2 + b_{hd}) \quad (25)$$

La relación (19) fue establecida por Zianis y Mencuccini (2004) mediante un procedimiento similar al que se presenta.

Se pueden realizar desarrollos similares para el caso del volumen total o del fuste de las plantas, ecuaciones (1) y (6).

### Relación entre los parámetros de una relación alométrica: intersección en un punto común

Para establecer una relación entre la constante ( $a$ ) y el exponente ( $b$ ) para un conjunto de parámetros del modelo alométrico  $B = aD^b$  de diferentes especies de plantas o de la misma especie y diferentes sitios de muestreo, se puede partir de la propiedad de que los parámetros de un conjunto de líneas rectas que se intersectan en un punto común tienen una relación lineal entre ellos (Paz, Odi, Cano, Bolaños y Zarco, 2009). En el caso de las relaciones alométricas discutidas previamente, particularmente la ecuación (8), se tiene que con una transformación logarítmica se consigue:

$$\ln(B) = \ln(a_d) + \ln(D) b_d \quad (22)$$

que es una línea recta en el espacio log-log. En este espacio transformado para un conjunto de líneas rectas con intersección en un punto común, los parámetros se relacionan como (Lumer, 1936):

La relación (23) o (24) se observó desde hace tiempo en el campo de la alometría (Hershey, 1931) y se ha discutido ampliamente (Lumer, 1942; White y Gould, 1965), pero en la literatura actual se ha olvidado y raramente se considera como respuesta a la relación (23) en el campo de la alometría de plantas leñosas; con excepción de Fehrmann y Kleinn (2006) quienes la proponen como posible explicación de la intersección en un punto común, pero sin explorar sus consecuencias o entender sus causas. Además, Picard *et al.* (2015b) discuten estas relaciones en un marco teórico similar al presentado, pero sin investigar sus propiedades para reducir la dimensionalidad del problema de ajustes en alometría.

En la relación (24), el signo de  $\ln(D_o)$  es positivo si  $D_o < 1$ , dado que  $\ln(D_o) < 0$ ; negativo si  $D_o > 1$ , dado que  $\ln(D_o) > 0$  y, para  $D_o = 1$ ,  $\ln(D_o) = 0$ , por lo que  $\ln(a_d)$  es constante para cualquier valor de  $B_o$ ; es decir,  $a_d$  es independiente de  $b_d$ . La figura 1 muestra las relaciones para los tres casos, las cuales se basan, parcialmente, en White y Gould (1965).

Para el caso de la relación (7), líneas rectas en el espacio log-log que se intersectan en un punto, se tiene:

$$\ln(a_v) = \ln(B_o) - \ln[(D^2 H)_o] b_v \quad (26)$$

donde  $[\ln(D^2 H)_o, \ln(B_o)]$  representa el punto de intersección en el espacio  $D^2 H - B$  transformado logarítmicamente.

Al sustituir las ecuaciones (13) y (14), después de despejarlas para  $a_v$  y  $b_v$  en la ecuación (26) y, después del

proceso algebraico, se pueden establecer las siguientes relaciones entre las constantes y los exponentes (Figura 1):

$$\ln(a_d) = [\ln(B_o) + b_v \ln(a_{hd})] - \left\{ \frac{\ln[(D^2 H)_o]}{(2 + b_{hd})} \right\} b_d \quad (27)$$

$$\ln(a_d) = \left[ \ln(B_o) - \left\{ \frac{b_d}{(2 + b_{hd})} \right\} \ln[(D^2 H)_o] \right] - (b_v) \ln(a_{hd}) \quad (28)$$

$$b_d = \left[ \frac{2 \ln(B_o) + 2 b_v \ln(a_{hd}) - 2 \ln(a_d)}{\ln[(D^2 H)_o]} \right] + \left[ \frac{\ln(B_o) + b_v \ln(a_{hd}) - \ln(a_d)}{\ln[(D^2 H)_o]} \right] b_{hd} \quad (29)$$

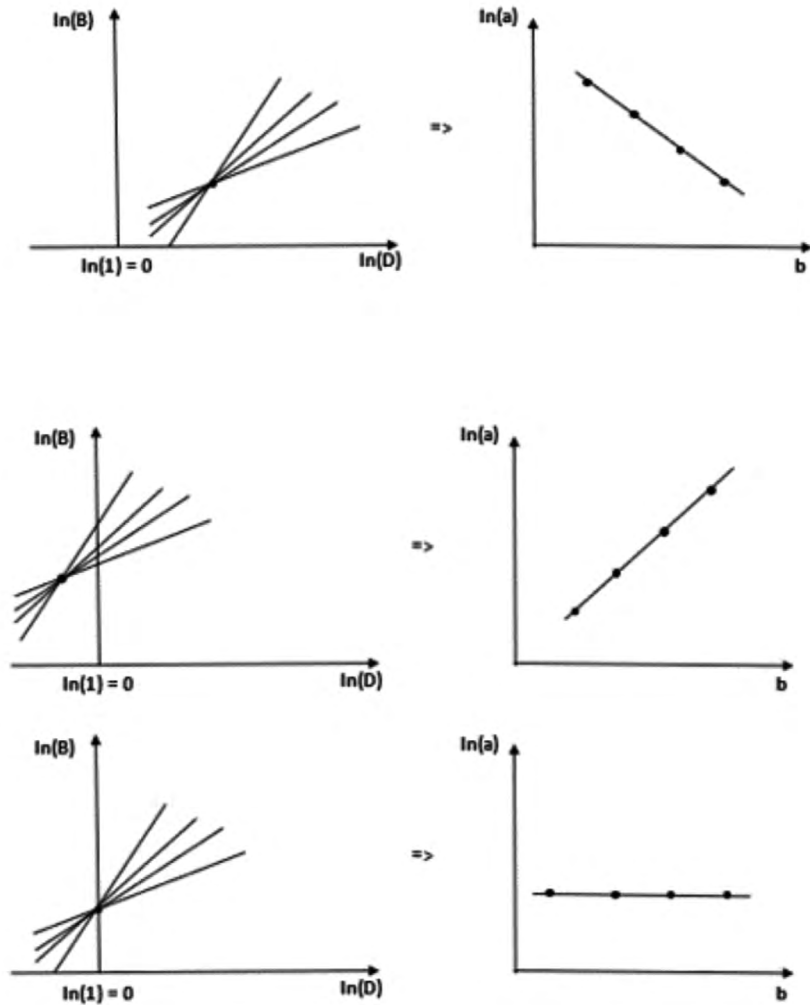


FIGURA 1. Diferentes patrones de intersección de un conjunto de líneas rectas en el espacio log-log con relación a  $\ln(1) = 0$  y relación entre los parámetros de la recta  $\ln(B) = \ln(a) + \ln(D)b$ .





## Relación entre los parámetros de una relación alométrica: unidades de medida

En los ajustes a datos experimentales, la relación (23) o (24) generalmente muestra dispersión ( $R^2 < 1$ ), lo que denota que el punto de intersección de las líneas rectas es una zona común (Lumer *et al.*, 1942; White y Gould, 1965). Dadas las unidades generalmente usadas en las relaciones alométricas (p.ej. cm para D), la intersección (zona) es para valores mayores que 1, por lo que el signo de la relación (23) o (24) es negativo.

Lumer *et al.* (1942) y White y Gould (1965), observaron que al cambiar las unidades de medida (incremento; p.ej. de m a cm) la correlación de las relaciones (23) o (24) se incrementa, destacando su dependencia. La relación alométrica general  $Y = k_o(X_o)^z$ , con unidades originales  $X_o$  y constante  $k_o$  ( $z$  es independiente de las unidades de medida), puede plantearse como función de las unidades de medida de  $X$  y  $Y$  (Lumer, 1939; Lumer *et al.*, 1942; White y Gould; 1965; Dralle *et al.*, 2015). Un cambio en las unidades de  $X$  puede presentarse como un cambio de  $X_o$  a  $qX_o$  ( $= X_q$ ), por lo que se obtiene:

$$Y = k_o X_o^z = k_o \left( \frac{qX_o}{q} \right)^z = \left( \frac{k_o}{q^z} \right) (qX_o)^z = k_q X_q^z \quad (30)$$

Al usar  $q > 1$  en la ecuación (30), el coeficiente de correlación  $R^2$  se incrementa. Para valores de  $q < 1$ , para el punto o zona de intersección negativa (Figura 1), el signo de la relación (23) o (24) se vuelve positivo.

## Ajuste estadístico del modelo alométrico

El modelo potencial  $Y = kX^z$ , con constante  $k$  y exponente  $z$ , generalmente se ajusta mediante el uso de una transformación logarítmica:

$$\ln(Y) = \ln(k) + z\ln(X) \quad (31)$$

El coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de la regresión lineal del modelo potencial de la relación logarítmica es diferente del que se obtiene al ajustar directamente el modelo de la relación original por regresión no lineal.

Un punto importante de enfatizar es que los desarrollos algebraicos presentados para las relaciones entre los parámetros de los modelos alométricos es estrictamente válido para regresiones lineales, donde se consideran los errores de estimación (errores de medición entre variables y de ajuste de los modelos). En términos generales, el procedimiento planteado es aplicable para modelos alométricos más complejos después de transformaciones lineales.

Para corregir el sesgo de la transformación logarítmica bajo el supuesto de varianza constante de la variable transformada  $Y' = \ln(Y)$ , el modelo puede ponerse como:

$$\ln(Y) = Y' = \ln(k) + z\ln(X) + \ln(\varepsilon) \quad (32)$$

donde el error  $\varepsilon$  se distribuye normalmente:

$$N(0, \sigma^2) \quad (33)$$

con media cero y varianza del error (error estándar residual o EER) definida por:

$$\sigma^2 = \frac{1}{n-p} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2 \quad (34)$$

donde  $\hat{Y}'_i$  es el valor estimado,  $Y'_i$  el valor medido,  $n$  el número de datos y  $p$  los parámetros del modelo ( $p = 2$ ).

El modelo de la ecuación (32) está dado por:

$$Y = kX^z \varepsilon \quad (35)$$

Las estimaciones de  $Y$  corregidas por el sesgo de la transformación logarítmica están dadas por (Baskerville, 1972; Crow y Shimizu, 1988):

$$\hat{Y}_i = \left[ k \left\{ \exp\left(\frac{\sigma^2}{2}\right) \right\} \right] X_i^z \quad (36)$$

El término exponencial de la relación (36) es el factor de corrección (FC) que debe usarse para compensar el sesgo de usar la transformación logarítmica de la relación potencial para los ajustes por regresión lineal. El factor de

corrección solo se aplica a la constante  $k$  y no al exponente  $z$ , por lo que los resultados obtenidos en esta corrección son diferentes a los obtenidos por el proceso de regresión no lineal directa en  $Y = k X^z$ , donde ambos parámetros se modifican en el ajuste estadístico (minimización del error cuadrático de estimación).

El modelo alométrico ajustado por regresión no lineal, sin transformación logarítmica, está definido por:

$$Y = kX^z + \varepsilon \quad (37)$$

Adicional al uso del coeficiente de correlación  $R^2$  en el espacio aritmético, no el logarítmico, el ajuste estadístico de los modelos puede analizarse usando la raíz del error cuadrático medio (RECM),  $S = \text{Ln}(Y)$ :

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - \hat{S}_i)^2} \quad (36)$$

y por el error absoluto medio (EAM), en porcentaje:

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{S_i - \hat{S}_i}{S_i} \right| \right\} \quad (37)$$

### Bases de datos de exponentes

Para analizar las ecuaciones (14) y (16) entre los exponentes de las ecuaciones (8) a (11) con respecto a la ecuación (7), se usó la compilación de Zianis y Mencuccini (2004) (Tablas 1 y 2, 23 datos) y la de Price *et al.* (2007) (material suplementario, 39 datos, solo especies leñosas), para generar una base de datos con 62 pares de parámetros.

La relación entre los exponentes de la ecuación (17) para volumen (68 datos) y biomasa (13 datos) se analizó con la base de datos de Zianis, Muukkonen, Mäkipää y Mencuccini (2005). Los datos correspondientes a las relaciones B-D, B-H y H-D no estuvieron disponibles en esta fuente de la literatura. Adicionalmente, Goussanou *et al.* (2016) muestran los exponentes (caso de volumen y bio-

masa) de las ecuaciones (8) y (17) para 18 especies, por lo que es posible analizar la ecuación (19).

La base de datos de Zhang *et al.* (2016) contiene 24 datos de los exponentes de las relaciones D-V, H-V y H-D, lo que permitió un análisis completo de los desarrollos que se presentan.

### Base de datos de parámetros de ecuaciones alométricas $B = aD^b$

La relación entre  $a$  y  $b$  se analizó con la base de datos de Zianis y Mencuccini (2004) (269 datos) y Rojas-García *et al.* (2015) (137 datos). Esta última base de datos corresponde a una compilación de ecuaciones alométricas para México. En ambas bases solo se consideraron las relaciones  $B = aD^b$  sin tomar en cuenta otro tipo de relaciones o restricciones.

La base de datos de Zhang *et al.* (2016) contiene 24 datos de los parámetros (constantes y exponentes) de las relaciones D-B, H-B y H-D, lo que permitió un análisis completo de las relaciones entre constantes y exponentes, además de únicamente exponentes.

### Bases de datos de mediciones de D, H y B

Con el objetivo de realizar estimaciones mediante las relaciones que se presentan en este trabajo se usó una base de datos de mediciones fuera y dentro de México que incluyó mediciones de D, H y B. En el caso de arbustos y árboles con tallos múltiples o con ramificaciones cerca de la base, se utilizó el diámetro en la base (Db) (No. 8 a 14 de la Tabla 1: Turlan, 2011; Méndez *et al.*, 2012. No. 15 a 24 de la Tabla 1: Najera, 1999; Návar, Nájera y Jurado, 2001; Návar, Nájera y Jurado 2002) en vez del diámetro normal (D). Todas las bases de datos se estandarizaron a las siguientes unidades de medida: D (Db) en cm, H en m, V en  $m^3$  y B en kg.

La tabla 1 muestra en forma resumida las bases de datos utilizadas en los análisis del presente trabajo (469 datos, 28 bases de datos).



TABLA 1. Bases de datos utilizadas para los análisis

| Número | Especie                                                       | Lugar                | Número de datos | Referencia                                                                                        |
|--------|---------------------------------------------------------------|----------------------|-----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1      | <i>Alnus glabrata</i> Fernald.                                | Oaxaca, México       | 10              | Acosta-Mireles, Vargs-Hernández, Velázquez-Martínez y Etchevers-Barra, 2002; Acosta-Mireles, 2003 |
| 2      | <i>Quercus peduncularis</i> Née.                              |                      | 8               |                                                                                                   |
| 3      | <i>Rapanea myricoides</i> (Schl.) Lundell.                    |                      | 6               |                                                                                                   |
| 4      | <i>Clethra hartwegii</i> Britt.                               |                      | 6               |                                                                                                   |
| 5      | <i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst.                         |                      | 10              |                                                                                                   |
| 6      | <i>Inga</i> sp.                                               |                      | 12              |                                                                                                   |
| 7      | <i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. et Cham.                | Tlaxcala, México     | 26              | Turlan, 2011; Méndez <i>et al.</i> , 2012                                                         |
| 8      | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. | Durango, México      | 9               |                                                                                                   |
| 9      | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. |                      | 30              |                                                                                                   |
| 10     | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. | Zacatecas, México    | 14              |                                                                                                   |
| 11     | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. |                      | 15              |                                                                                                   |
| 12     | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. | Chihuahua, México    | 27              |                                                                                                   |
| 13     | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. |                      | 22              |                                                                                                   |
| 14     | <i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst. | Coahuila, México     | 27              |                                                                                                   |
| 15     | <i>Cordia boissieri</i> DC                                    |                      | 16              |                                                                                                   |
| 16     | <i>Helietta parvifolia</i> Beneth                             |                      | 15              |                                                                                                   |
| 17     | <i>Condalia hoockeri</i> Johnst.                              |                      | 15              |                                                                                                   |
| 18     | <i>Diospyros texana</i> Eastw.                                |                      | 15              |                                                                                                   |
| 19     | <i>Acacia rigidula</i> Benth.                                 | Nuevo León, México   | 15              | Nájera, 1999; Nívar <i>et al.</i> , 2001 y 2002                                                   |
| 20     | <i>Celtis pallida</i> Torr.                                   |                      | 15              |                                                                                                   |
| 21     | <i>Acacia berlandieri</i> Benth.                              |                      | 15              |                                                                                                   |
| 22     | <i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.                          |                      | 15              |                                                                                                   |
| 23     | <i>Pithecellobium pallens</i> Standl.                         |                      | 15              |                                                                                                   |
| 24     | <i>Eysenhardtia texana</i> Scheele.                           |                      | 15              |                                                                                                   |
| 25     | <i>Populus tremuloides</i> Michx.                             | Minnesota, E.U.A.    | 32              | Woods, Feiveson, y Botkin, 1991                                                                   |
| 26     | <i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P.                           |                      | 31              |                                                                                                   |
| 27     | <i>Pinus sylvestris</i> L.                                    | Sureste de Finlandia | 18              | Vanninen, Ylitalo, Sievänen y Mäkelä, 1996                                                        |
| 28     | <i>Betula papyrifera</i> Marsh.                               | Minnesota, E.U.A.    | 15              | Jokela, Shannon y White, 1981                                                                     |

## ANÁLISIS DE RESULTADOS

### Bases de datos de exponentes y constantes de las ecuaciones alométricas

La relación entre los exponentes, definida por las ecuaciones (14) y (16), se revisó usando los datos de Zianis y Mencuccini (2004) y Price *et al.* (2007), usando los exponentes estimados por ajustes estadísticos y bajo la consideración de  $b_v = 1.0$ . La figura 2 muestra los resultados obtenidos,

en donde para el caso del exponente  $b_d$ , ecuación (14) se observó una gran dispersión con un valor de  $b_v$  alrededor de 0.9. En el caso de la ecuación (16) la dispersión fue menor con un valor de  $b_v$  alrededor de 0.95.

Tal como se discute más adelante, la relación definida por las ecuaciones (14) y (16) es dependiente del método de ajuste estadístico que se utilice en las regresiones de los datos originales, por lo que los patrones analizados reflejan esta fuente de incertidumbre.

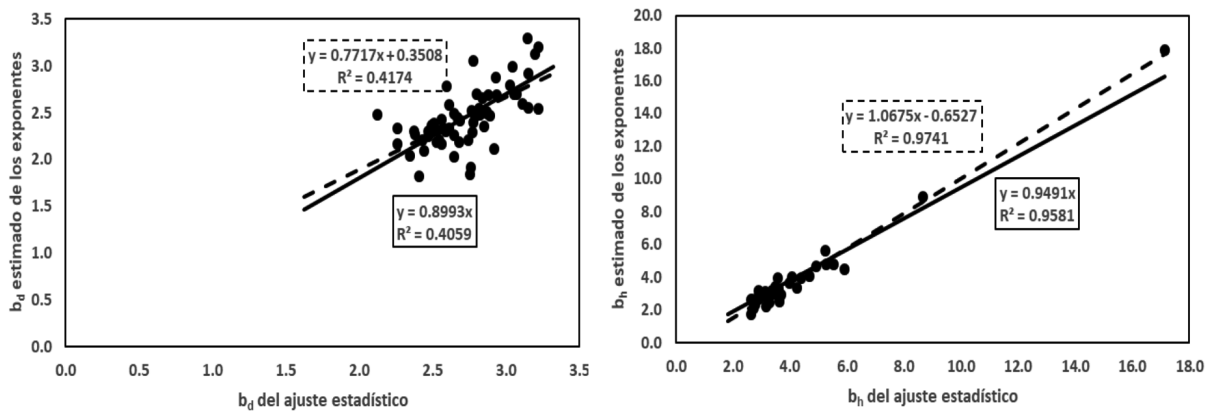


FIGURA 2. Relación entre  $b_d$  ( $n = 62$ ) y  $b_h$  ( $n = 39$ ) estimada directamente de ajustes estadísticos, con relación a las estimaciones de los exponentes con  $b_v = 1.0$ , ecuaciones (14) y (15), respectivamente. Fuente: Zianis y Mencuccini (2004) con datos de  $b_d$  y  $b_{hd}$  y Price *et al.* (2007) con datos de  $b_d$ ,  $b_h$  y  $b_{hd}$ .

En el caso de la ecuación (17) la relación entre sus exponentes se analizó con la base de exponentes de Zianis *et al.* (2005) para volumen y biomasa. La figura 3 muestra los resultados obtenidos ( $b_p$  versus  $c_p$  y  $(b_p + c_p)$  versus  $c_p$ ) para el caso de volumen, donde se presentó una alta dispersión con relación al patrón promedio. La figura 4 muestra el resultado para el caso de la biomasa ( $b_p + c_p$ ) versus  $c_p$ , con patrones con dispersión. Desafortunadamente la base de exponentes de Zianis *et al.* (2005) no cuenta con los exponentes adicionales para evaluar la ecuación (19) o (21).

Con base en los datos de Goussanou *et al.* (2016), que contienen información de los exponentes  $b_p$ ,  $c_p$  y  $b_d$ , se elaboró la figura 5, que muestra la relación entre  $(b_d - b_p)$

y  $c_p$ , para volumen y biomasa; se observa un patrón congruente con la ecuación (19), con dispersión, relativamente similar al encontrado en la figura 2, lo que implica que  $b_{hd}$  tiene un valor alrededor de 0.56.

La base de exponentes de Zhang *et al.* (2016) cuenta con información completa de los exponentes asociados a las ecuaciones (14) y (16), caso de  $b_v = 1.0$ , por lo que la figura 6 muestra que las relaciones entre exponentes tienen buena representación, estableciéndose un valor de  $b_v$  de alrededor de 0.91.

En el caso de la relación (24) entre la constante  $a_d$  y el exponente  $b_d$ , la figura 7 muestra el ajuste por regresión no lineal. Para el caso de siete poblaciones de mezquite (*Prosopis laevis*) en el noroeste de México (Mendez *et*



*al.*, 2012); los resultados muestran un patrón con poca dispersión y, dado que  $R^2 < 1.0$ , entonces la relación representa una zona compacta común de intersección (Fig. 7).

Para la base de exponentes de Zhang *et al.* (2016), la figura 8 muestra la relación para volumen del fuste entre las constantes y los exponentes, ecuación (24) para  $a_d-b_d$ ,

$a_h-b_h$  y  $a_{dh}-b_{dh}$ . Los exponentes y constantes son de las relaciones D-V y H-V, por lo que representan los inversos de las relaciones definidas previamente. Para el caso  $a_d-b_d$  y  $a_h-b_h$ , la ecuación (24) tiene signo positivo, dado que la intersección es, en el espacio  $\ln(D) - \ln(H)$ , menor que cero.

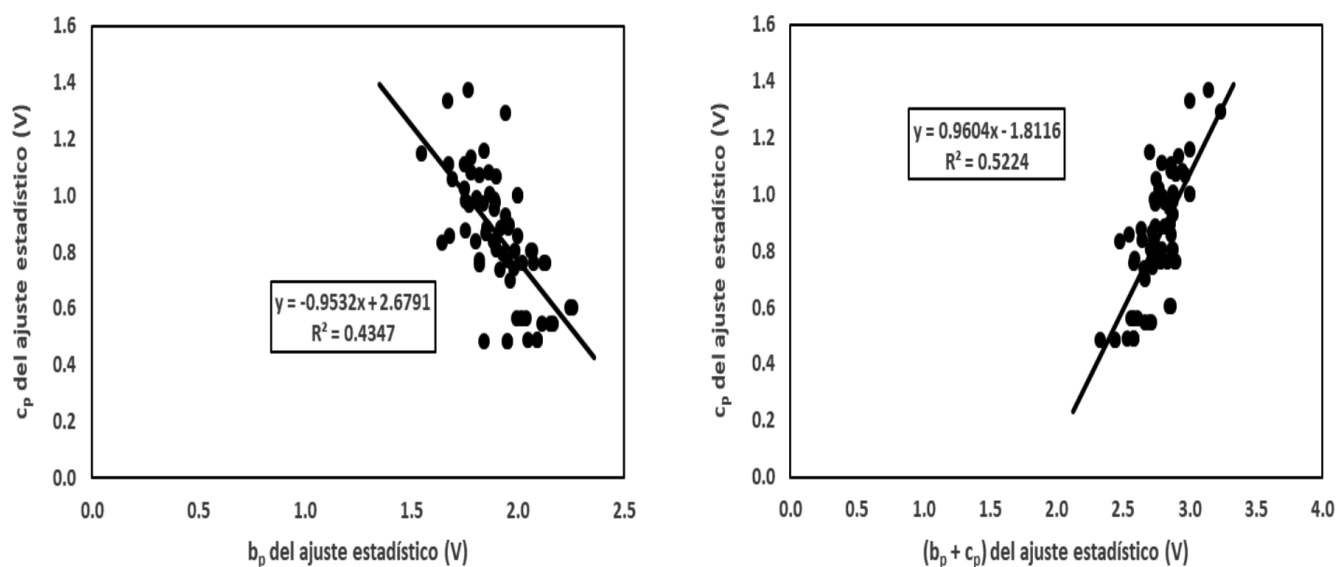


FIGURA 3. Relación entre el exponente  $b_p$  y  $c_p$ , y  $(b_p + c_p)$  y  $c_p$ , ecuación (17), para la base de datos de Zianis *et al.* (2005) para el caso del volumen ( $n = 68$ ).

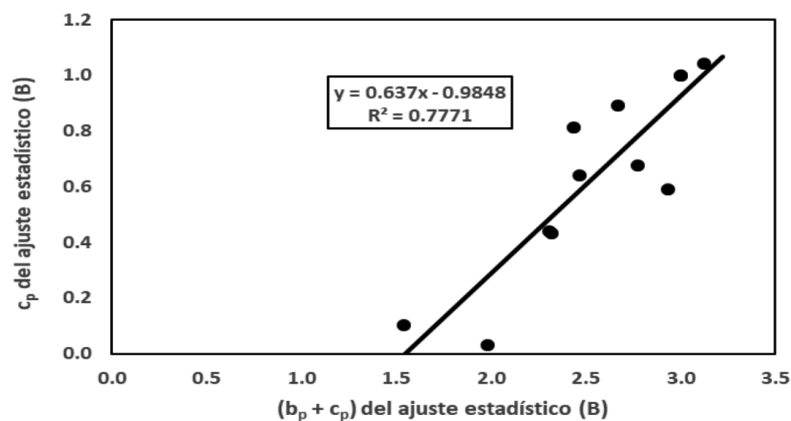


FIGURA 4. Relación entre el exponente  $(b_p + c_p)$  y  $c_p$ , ecuación (17) para la base de datos de Zianis *et al.* (2005) para el caso de la biomasa ( $n = 13$ ).

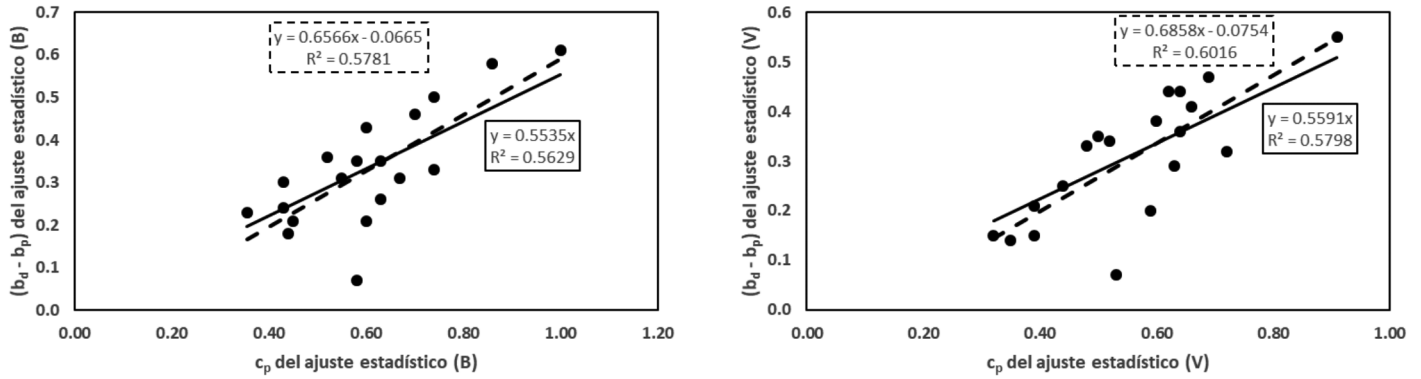


FIGURA 5. Relación entre el exponente  $(b_d - d_p)$  y  $c_p$ , ecuación (19), para la base de datos de Goussanou *et al.* (2016), para el caso de biomasa y volumen ( $n = 18$ ).

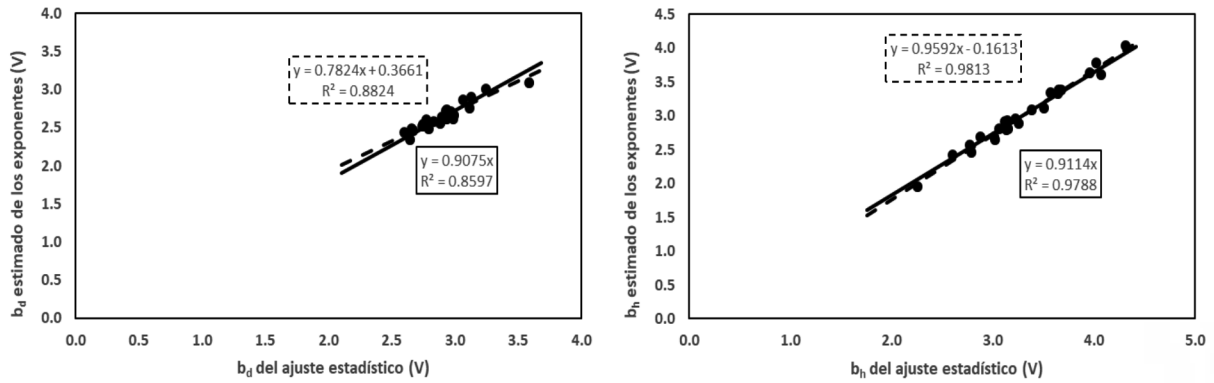


FIGURA 6. Relación entre  $b_d$  y  $b_h$  estimada directamente de ajustes estadísticos, con relación a las estimaciones de los exponentes con  $b_v = 1.0$ ; ecuaciones (14) y (15), respectivamente. Fuente: Zhang *et al.* (2016),  $n = 24$ , datos de volumen del fuste (V).

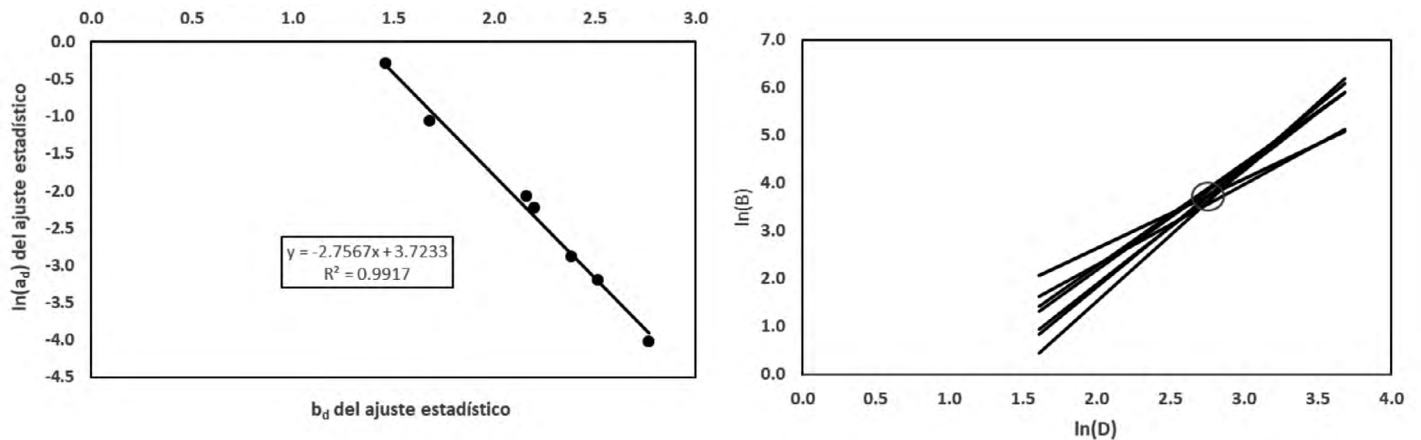


FIGURA 7. Relación entre el exponente  $a_d$  y  $b_d$  de siete sitios de muestreo de *Prosopis laevigata* (Mendez *et al.*, 2012), así como las líneas rectas ajustadas (espacio log-log),  $D = Db$ .

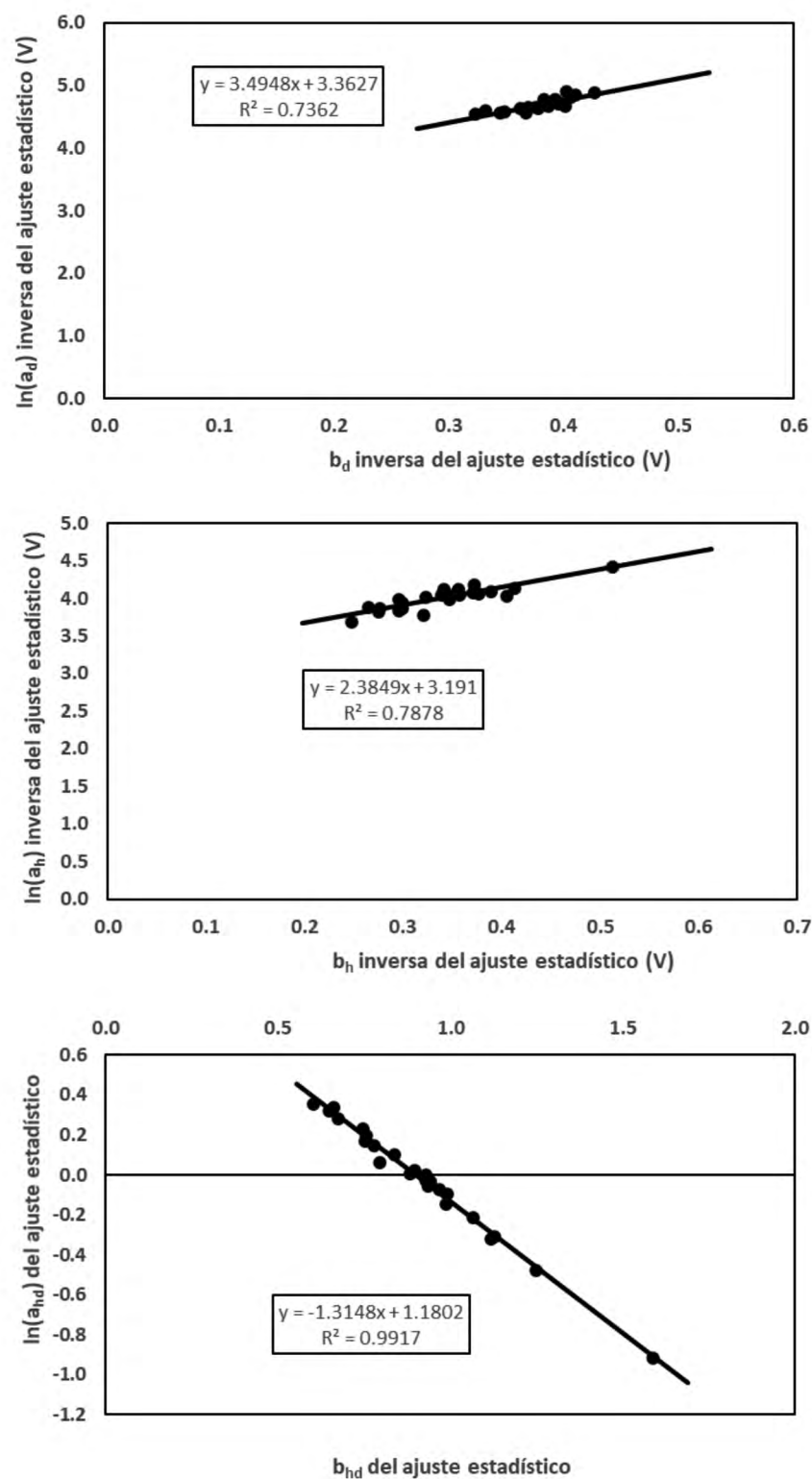


FIGURA 8. Relación entre  $a_d$ - $b_d$ ,  $a_h$ - $b_h$  y  $a_{dh}$ - $b_{dh}$ , para 24 sitios del abeto Chino (*Cunninghamia lanceolata*) (Zhang *et al.*, 2016).

Las compilaciones de los parámetros de la ecuación (8) pueden utilizarse para revisar el patrón de la ecuación (24). La figura 9 muestra la relación entre  $b_d$  y  $\ln(a_d)$  de la base de parámetros de Zianis y Mencuccini (2004) para el caso de  $q = 1$  de la ecuación (30) de cambio de las unidades de medida en D y para  $q = 10^6$ . Para  $q = 1$ , la relación (24) muestra una dispersión significativa y, para  $q = 10^6$ , la dispersión fue mucho menor, lo que demuestra que, con la selección de las unidades de medida en D, los parámetros  $a_d$  y  $b_d$  pueden relacionarse con alta correlación, simplificando, aparentemente, el problema de estimación a solo un parámetro; aunque este proceso tiene una lógica circular.

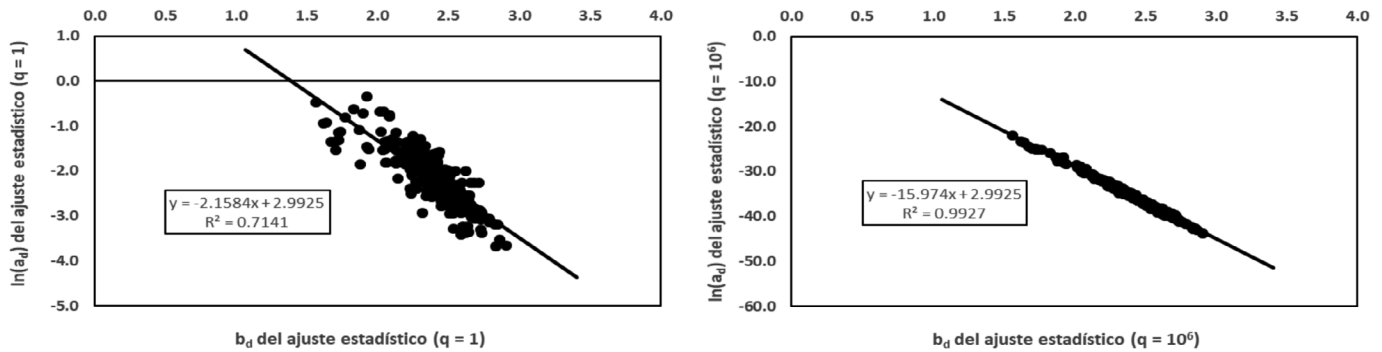


FIGURA 9. Relación entre  $b_d$  y  $\ln(a_d)$  para los casos  $q = 1$  y  $q = 10^6$ , ecuación (30), de la base de parámetros de Zianis y Mencuccini (2004),  $n = 269$ .

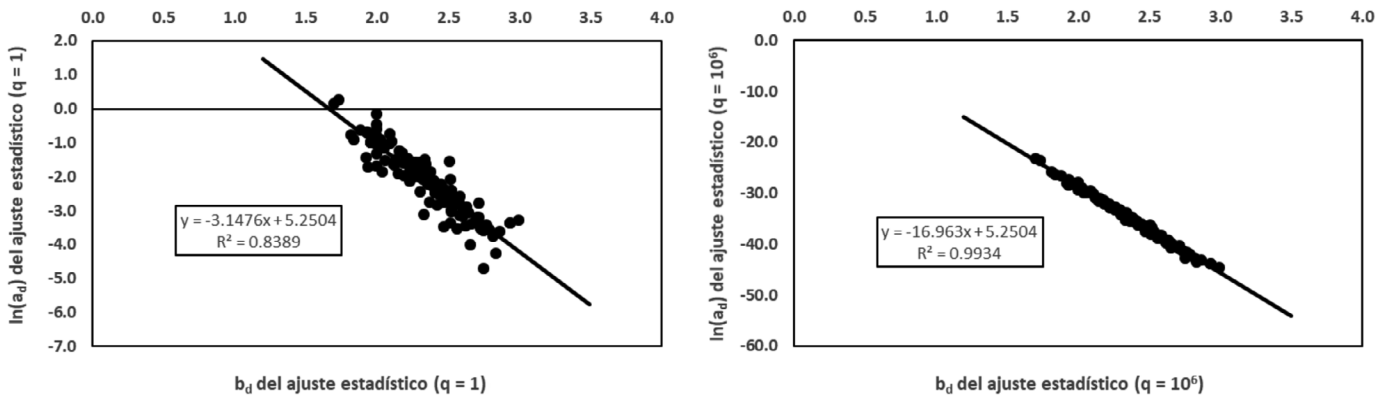


FIGURA 10. Relación entre  $b_d$  y  $\ln(a_d)$  para los casos  $q = 1$  y  $q = 10^6$ , ecuación (30), de la base de parámetros de Rojas-García *et al.* (2015),  $n = 137$ .





### Bases de datos con D, H y B

La tabla 1 muestra las bases de datos con mediciones de D, H y B compiladas para su análisis, lo que representa un total de 468 datos para 28 bases de datos. Cada base se procesó para estimar los parámetros de las relaciones B-D, B-H, H-D y B-D<sup>2</sup>H, ecuaciones (7) a (10).

La tabla 2 muestra los resultados obtenidos por regresión no lineal con el procedimiento SOLVER<sup>MR</sup> de Excel<sup>MR</sup>. El ajuste se realizó minimizando la sumatoria del error cuadrático de estimación y se utilizaron valores iniciales de los parámetros de la regresión en el espacio log-log, retransformada al aritmético.

La regresión no lineal ajusta simultáneamente la constante y el exponente para realizar la estimación, por lo que es posible que la relación entre estos parámetros muestre algún efecto (líneas rectas en el espacio log-log).

La tabla 3 muestra los resultados de la regresión lineal en el espacio log-log con parámetros que se expresan en unidades aritméticas al exponenciar el logaritmo de la constante. Para el caso de  $a_d$  y  $b_d$ , se muestra el factor de corrección (FC), ecuación (36), mismo que, generalmente, fue menor a 10%. La constante  $a_d$  original y la corregida por FC se muestran en la tabla 3.

En el caso de la ecuación alométrica de los parámetros  $a_d$  y  $b_d$ , se muestra el coeficiente de determinación  $R^2$  del espacio log-log, además de  $a_{hd}$  y  $b_{hd}$ , que es diferente al del espacio aritmético. No obstante, este coeficiente solo se incluyó como indicativo de la correlación entre las variables, además de la RECM.

La figura 11 muestra los resultados de la estimación no lineal, la lineal en el espacio log-log y la relación entre ellas para la ecuación (8). Se observa que la regresión del espacio log-log (con la corrección de FC) tiende a sobrestimar las mediciones de la biomasa y que la relación no lineal aporta mejores resultados. La regresión log-log es aproximadamente 4% mayor a la no lineal. Con respecto a las métricas del error de estimación, debe prestarse especial atención en elegir la indicada. En términos de  $R^2$  y RECM de las estimaciones, la regresión no lineal es mejor que la del espacio log-log, pero no así cuando se usa la métrica EAM (Fig. 11).

Para las regresiones no lineales la figura 12 muestra la relación entre el exponente  $b_d$  estimado de los ajustes directos por regresión en relación con los estimados con la ecuación (14). Se observa una gran dispersión en la relación, lo que denota que la regresión no lineal ajusta los parámetros moviendo los exponentes. La relación entre  $\ln(a_d)$  y  $b_d$  en la figura 12 es significativa (caso  $q = 1$ ) y muestra el patrón que define la ecuación (24).

La figura 13 muestra la relación entre  $b_d$  estimado directamente de los ajustes de las regresiones en el espacio log-log y el estimado de la relación entre exponentes de la ecuación (14), donde se observa un ajuste significativo, por lo que en el caso de las regresiones log-log, la ecuación (14) se cumple, a diferencia de las regresiones no lineales. Para la relación entre  $\ln(a_d)$  y  $b_d$ , ecuación (24), este patrón tiene mayor dispersión que en el caso de las regresiones no lineales.

En lo general, la relación (14) se ajusta mejor con regresiones en el espacio log-log y el de la ecuación (24) con las regresiones no lineales.

Para el caso de  $b_h$  estimado de las regresiones (espacio log-log) y el estimado de la ecuación (16), la relación es pobre (Fig. 14), reflejando los errores de estimación en la relación H-D (Tabla 3).

Las estimaciones de la biomasa se realizaron usando la relación entre  $\ln(a_d)$  y  $b_d$  que se muestra en la figura 13 ( $q = 1$ ) y  $b_d$  de la ecuación (14) con  $b_{hd}$  de H-D y el valor de  $b_v$  estimado de B-D<sup>2</sup>H. Dado que en la mayoría de los casos de compilaciones de relaciones alométricas no se cuenta con el valor de  $b_v$ , se calculó un valor constante de  $b_v$  (0.915) por un proceso de minimización del error de estimación. La figura 15 muestra los resultados con la regresión en el espacio log-log, para ambos casos.

Las estimaciones que se muestran en la figura 15 presentan resultados cercanos entre sí al usar un valor constante de  $b_v$  y el estimado directamente de las regresiones en el espacio log-log, adicional al uso del exponente  $b_{hd}$  utilizado en ambos procesos de estimación.

Para analizar el caso con ajustes significativos de la ecuación (8),  $R^2 > 0.89$  y, ajustes aceptables en la ecuación (10),  $R^2 > 0.6$ , la figura 16 muestra los resultados obteni-

dos en las estimaciones para ambos métodos de  $b_v$ . Se observa que los errores de estimación se reducen con el uso de EAM, pero no para RECM, lo que indica que la situación particular de los datos usados en las regresiones define las métricas de incertidumbre.

Los casos con  $R^2 > 0.9$  de las relaciones B-D y H-D se muestran en la figura 17. Se observan patrones similares al caso anterior en los errores de estimación, así como una relación prácticamente equivalente entre las estimaciones

de las regresiones en el espacio log-log directas y las del uso de la relación (14) y (24), por lo que se pueden obtener resultados similares con los dos procesos.

En el caso de la relación entre  $b_h$  y la estimación con la ecuación (16), el patrón coincide con lo esperado (Fig. 18), a diferencia de lo que se observa en la figura 14. En la figura 18, los errores en la estimación de  $b_{dh}$  generan una incertidumbre mayor en las estimaciones, hecho que es importante tener presente.

TABLA 2. Parámetros de las ecuaciones alométricas de las bases de datos, regresión no lineal.

| No. | $a_d$  | $b_d$  | RECM     | $a_h$  | $b_h$  | RECM     | $a_{hd}$ | $b_{hd}$ | RECM   | $a_v$  | $b_v$  | RECM     |
|-----|--------|--------|----------|--------|--------|----------|----------|----------|--------|--------|--------|----------|
| 1   | 0.0862 | 2.3614 | 11.3135  | 0.0142 | 3.7161 | 17.9478  | 2.7156   | 0.4432   | 1.2703 | 0.0659 | 0.8794 | 9.7552   |
| 2   | 0.0330 | 2.8020 | 12.2783  | 0.0466 | 3.4927 | 37.6844  | 1.7941   | 0.5621   | 0.9555 | 0.0076 | 1.1975 | 8.5599   |
| 3   | 0.2465 | 2.0453 | 2.4537   | 0.0000 | 7.5337 | 8.8951   | 2.3296   | 0.5529   | 0.7485 | 0.0715 | 0.8729 | 1.3651   |
| 4   | 0.4468 | 1.6931 | 2.9277   | 0.3094 | 2.0758 | 10.4073  | 2.6512   | 0.4512   | 1.2306 | 0.0634 | 0.8770 | 1.2169   |
| 5   | 0.2417 | 2.1903 | 17.2370  | 0.0020 | 3.9045 | 12.8059  | 1.9777   | 0.7435   | 0.9576 | 0.0834 | 0.8574 | 13.8504  |
| 6   | 0.0890 | 2.4959 | 10.9732  | 0.0913 | 2.9092 | 35.9820  | 1.7524   | 0.6556   | 1.2371 | 0.0585 | 0.9267 | 11.2680  |
| 7   | 0.2682 | 2.1772 | 149.9879 | 0.0048 | 3.5322 | 343.9630 | 2.9364   | 0.6292   | 3.5749 | 0.0743 | 0.8619 | 111.9377 |
| 8   | 0.6030 | 1.4966 | 11.0876  | 6.1439 | 1.7193 | 7.8769   | 0.2598   | 0.8687   | 0.3248 | 1.1303 | 0.5318 | 9.3758   |
| 9   | 0.0567 | 2.3818 | 9.9719   | 0.0963 | 4.1577 | 23.0464  | 1.2682   | 0.4397   | 0.5771 | 0.0755 | 0.9088 | 9.9507   |
| 10  | 0.1074 | 2.2029 | 33.9422  | 2.1220 | 2.2475 | 46.0811  | 1.1856   | 0.5046   | 0.9248 | 0.0671 | 0.9185 | 27.4543  |
| 11  | 0.1262 | 2.1633 | 26.7414  | 0.5654 | 3.6821 | 43.5201  | 1.3231   | 0.3636   | 0.5223 | 0.2040 | 0.8235 | 23.6788  |
| 12  | 0.0407 | 2.5128 | 37.4293  | 1.8661 | 2.5487 | 47.2520  | 0.9593   | 0.5366   | 0.8730 | 0.1427 | 0.8483 | 27.6226  |
| 13  | 0.0183 | 2.7673 | 22.5274  | 0.1021 | 3.9818 | 37.9316  | 1.5035   | 0.4295   | 0.7258 | 0.0409 | 0.9897 | 21.3337  |
| 14  | 0.7507 | 1.4578 | 7.6170   | 0.5971 | 2.4741 | 18.3551  | 2.3247   | 0.2870   | 0.8003 | 0.4169 | 0.6454 | 6.8281   |
| 15  | 0.0017 | 3.6085 | 3.2398   | 0.0013 | 6.9829 | 5.2828   | 1.5852   | 0.3291   | 0.4968 | 0.0038 | 1.3148 | 3.0679   |
| 16  | 0.1560 | 1.9233 | 3.5160   | 1.8097 | 1.1676 | 5.7887   | 3.3635   | 0.1265   | 0.6277 | 0.0343 | 0.9745 | 3.1915   |
| 17  | 0.1347 | 2.0952 | 2.7138   | 0.3341 | 2.4444 | 5.7241   | 1.9259   | 0.3895   | 0.4886 | 0.1107 | 0.8151 | 3.0289   |
| 18  | 1.6578 | 0.9738 | 5.3663   | 0.2382 | 2.8062 | 8.5214   | 3.1256   | 0.1522   | 0.5456 | 0.9146 | 0.4648 | 5.1395   |
| 19  | 0.0870 | 2.3521 | 0.5686   | 0.6636 | 1.6340 | 3.6295   | 2.3072   | 0.3007   | 0.5491 | 0.0237 | 1.1076 | 0.8736   |
| 20  | 0.0192 | 3.3010 | 2.5069   | 0.0219 | 3.5987 | 1.9416   | 2.0463   | 0.5060   | 0.6199 | 0.0202 | 1.1415 | 1.4932   |
| 21  | 0.0130 | 3.2822 | 2.1514   | 0.0004 | 6.6941 | 4.2658   | 3.7992   | 0.0701   | 0.2456 | 0.0037 | 1.4333 | 1.6427   |
| 22  | 0.0619 | 2.5090 | 2.5857   | 1.0873 | 1.5943 | 7.9386   | 1.6221   | 0.5064   | 0.9274 | 0.0403 | 0.9921 | 3.0878   |
| 23  | 0.8283 | 1.0674 | 2.8285   | 0.3759 | 2.0070 | 3.8375   | 2.5384   | 0.2958   | 0.6217 | 0.5288 | 0.4674 | 2.7428   |
| 24  | 0.2251 | 1.7210 | 1.9936   | 0.0259 | 3.3588 | 5.3686   | 4.1131   | 0.1416   | 0.5796 | 0.0618 | 0.8275 | 1.9541   |
| 25  | 0.1498 | 2.3313 | 26.5410  | 0.0002 | 4.6453 | 78.6365  | 2.9959   | 0.6158   | 1.7934 | 0.0126 | 1.0472 | 20.8802  |
| 26  | 0.1271 | 2.2983 | 12.7990  | 0.0900 | 2.5272 | 20.4510  | 1.8942   | 0.7273   | 1.7146 | 0.0533 | 0.8821 | 8.7446   |
| 27  | 0.0364 | 2.7017 | 53.4034  | 0.0262 | 3.0752 | 88.5031  | 1.0491   | 0.8924   | 2.1238 | 0.0255 | 0.9632 | 52.8659  |
| 28  | 0.1435 | 2.1577 | 5.5766   | 0.0092 | 3.1360 | 22.8925  | 4.6646   | 0.4536   | 1.5237 | 0.0267 | 0.9175 | 6.8772   |



TABLA 3. Parámetros de las ecuaciones alométricas de las bases de datos de la tabla 1, regresión lineal en el espacio log-log.

| No. | $a_d$  | $a_d \text{ corr.}$ | $b_d$  | FC     | $R^2 \text{ log-log}$ | RECM     | $a_h$  | $b_h$  | RECM     | $a_{hd}$ | $b_{hd}$ | $R^2 \text{ log-log}$ | RECM   | $a_v$  | $b_v$  | RECM     |
|-----|--------|---------------------|--------|--------|-----------------------|----------|--------|--------|----------|----------|----------|-----------------------|--------|--------|--------|----------|
| 1   | 0.1171 | 0.1205              | 2.2294 | 1.0288 | 0.9700                | 12.8941  | 0.0128 | 3.6882 | 20.7772  | 2.9087   | 0.4112   | 0.6424                | 1.2825 | 0.0454 | 0.9190 | 10.1861  |
| 2   | 0.1034 | 0.1057              | 2.3897 | 1.0218 | 0.9871                | 16.2951  | 0.0402 | 3.4827 | 40.2585  | 1.5049   | 0.6274   | 0.9109                | 0.9837 | 0.0733 | 0.9053 | 18.1772  |
| 3   | 0.1371 | 0.1390              | 2.2599 | 1.0139 | 0.9878                | 4.3885   | 0.0150 | 3.5019 | 17.2067  | 1.9840   | 0.6203   | 0.9475                | 0.8088 | 0.0758 | 0.8627 | 1.9506   |
| 4   | 0.1494 | 0.1513              | 2.1497 | 1.0130 | 0.9873                | 4.2862   | 0.0402 | 3.4827 | 32.7278  | 2.2043   | 0.5348   | 0.7331                | 1.2675 | 0.0778 | 0.8448 | 1.3568   |
| 5   | 0.1082 | 0.1096              | 2.4510 | 1.0125 | 0.9933                | 18.1154  | 0.0104 | 3.3342 | 13.7601  | 2.0862   | 0.7204   | 0.9706                | 0.9782 | 0.0556 | 0.9014 | 14.0689  |
| 6   | 0.1723 | 0.1739              | 2.2637 | 1.0094 | 0.9734                | 13.5216  | 0.1255 | 2.7559 | 37.0904  | 1.8627   | 0.6305   | 0.7567                | 1.2435 | 0.1111 | 0.8578 | 13.3623  |
| 7   | 0.0713 | 0.0718              | 2.5104 | 1.0075 | 0.9934                | 208.4096 | 0.0081 | 3.3626 | 370.0476 | 2.1530   | 0.7109   | 0.9376                | 3.7622 | 0.0352 | 0.9256 | 125.7016 |
| 8   | 0.1709 | 0.1766              | 1.8935 | 1.0333 | 0.8344                | 13.0205  | 3.6151 | 2.0975 | 9.7502   | 0.2495   | 0.8806   | 0.8850                | 0.3252 | 0.3888 | 0.6697 | 11.6346  |
| 9   | 0.0684 | 0.0703              | 2.3178 | 1.0283 | 0.9583                | 10.1653  | 0.2191 | 3.5363 | 28.6140  | 1.4225   | 0.3931   | 0.6024                | 0.5866 | 0.0546 | 0.9509 | 10.3254  |
| 10  | 0.1849 | 0.1959              | 2.0165 | 1.0593 | 0.8985                | 35.3210  | 0.4576 | 3.0543 | 49.2181  | 1.2374   | 0.4857   | 0.6471                | 0.9294 | 0.1502 | 0.8159 | 28.5274  |
| 11  | 0.3151 | 0.3313              | 1.8788 | 1.0515 | 0.8916                | 29.2624  | 0.7928 | 3.3926 | 46.1924  | 1.4208   | 0.3363   | 0.5630                | 0.5257 | 0.2439 | 0.8004 | 23.8807  |
| 12  | 0.2508 | 0.2627              | 1.9332 | 1.0473 | 0.9298                | 53.9965  | 1.1290 | 2.6824 | 57.0506  | 1.0986   | 0.4843   | 0.6130                | 0.8871 | 0.2397 | 0.7742 | 37.0207  |
| 13  | 0.1104 | 0.1149              | 2.2101 | 1.0405 | 0.9443                | 33.5356  | 0.3687 | 3.0281 | 74.4740  | 1.5748   | 0.4082   | 0.5641                | 0.7313 | 0.0841 | 0.8965 | 27.4765  |
| 14  | 0.2680 | 0.2800              | 1.8403 | 1.0448 | 0.8395                | 11.4963  | 0.9315 | 2.1122 | 19.0273  | 2.1512   | 0.3121   | 0.2695                | 0.8045 | 0.1492 | 0.7922 | 10.0828  |
| 15  | 0.0394 | 0.0430              | 2.3330 | 1.0906 | 0.8676                | 3.9786   | 0.2155 | 2.9582 | 6.7784   | 1.4492   | 0.3627   | 0.4522                | 0.5000 | 0.0314 | 0.9626 | 3.8238   |
| 16  | 0.0897 | 0.0954              | 2.1525 | 1.0636 | 0.7810                | 3.5524   | 0.4768 | 1.9420 | 6.0797   | 3.1924   | 0.1465   | 0.0815                | 0.6296 | 0.0296 | 0.9932 | 3.2110   |
| 17  | 0.1140 | 0.1181              | 2.1535 | 1.0359 | 0.9001                | 2.7528   | 0.0717 | 3.3824 | 5.9783   | 1.8654   | 0.4016   | 0.6057                | 0.4895 | 0.0689 | 0.8868 | 3.0894   |
| 18  | 0.3193 | 0.3412              | 1.6070 | 1.0686 | 0.8615                | 7.9319   | 0.0612 | 3.6340 | 8.7351   | 3.0758   | 0.1559   | 0.3017                | 0.5467 | 0.1391 | 0.7450 | 7.4864   |
| 19  | 0.0821 | 0.0826              | 2.3843 | 1.0065 | 0.9788                | 0.5723   | 0.1947 | 2.4016 | 3.7586   | 2.0306   | 0.3678   | 0.3357                | 0.5558 | 0.0465 | 0.9765 | 0.9849   |
| 20  | 0.1882 | 0.2130              | 2.0603 | 1.1316 | 0.7572                | 3.5218   | 0.0191 | 3.6579 | 1.9596   | 2.1009   | 0.4832   | 0.6724                | 0.6229 | 0.0897 | 0.8584 | 2.4724   |
| 21  | 0.0867 | 0.0894              | 2.3369 | 1.0314 | 0.7742                | 2.7205   | 0.0122 | 4.4054 | 4.5935   | 3.8299   | 0.0651   | 0.0436                | 0.2457 | 0.0154 | 1.1708 | 2.0318   |
| 22  | 0.0457 | 0.0473              | 2.6179 | 1.0345 | 0.9639                | 2.6945   | 0.0765 | 3.1149 | 9.5361   | 1.5214   | 0.5287   | 0.6393                | 0.9315 | 0.0342 | 1.0070 | 3.2434   |
| 23  | 0.2426 | 0.2554              | 1.5655 | 1.0528 | 0.8481                | 3.4765   | 0.0789 | 2.8862 | 4.2152   | 2.7111   | 0.2630   | 0.5010                | 0.6269 | 0.1304 | 0.6800 | 2.7628   |
| 24  | 0.2280 | 0.2340              | 1.6983 | 1.0265 | 0.9214                | 2.0355   | 0.0964 | 2.4703 | 5.7114   | 4.1109   | 0.1388   | 0.2235                | 0.5806 | 0.0813 | 0.7777 | 2.0429   |
| 25  | 0.1061 | 0.1085              | 2.4151 | 1.0222 | 0.9942                | 30.0767  | 0.0053 | 3.4680 | 86.4947  | 2.4341   | 0.6847   | 0.9784                | 1.8822 | 0.0477 | 0.8994 | 36.6761  |
| 26  | 0.1062 | 0.1080              | 2.3574 | 1.0173 | 0.9835                | 12.8287  | 0.0741 | 2.5541 | 22.0349  | 1.3720   | 0.8486   | 0.9071                | 1.8196 | 0.0842 | 0.8234 | 9.8930   |
| 27  | 0.0359 | 0.0362              | 2.7017 | 1.0091 | 0.9907                | 53.7740  | 0.2010 | 2.3922 | 142.7460 | 0.6771   | 1.0232   | 0.9060                | 2.3529 | 0.0559 | 0.8832 | 65.5071  |
| 28  | 0.0779 | 0.0788              | 2.3707 | 1.0121 | 0.9724                | 6.4078   | 0.0011 | 3.8698 | 23.4501  | 4.1620   | 0.4937   | 0.7649                | 1.5394 | 0.0203 | 0.9493 | 6.9599   |

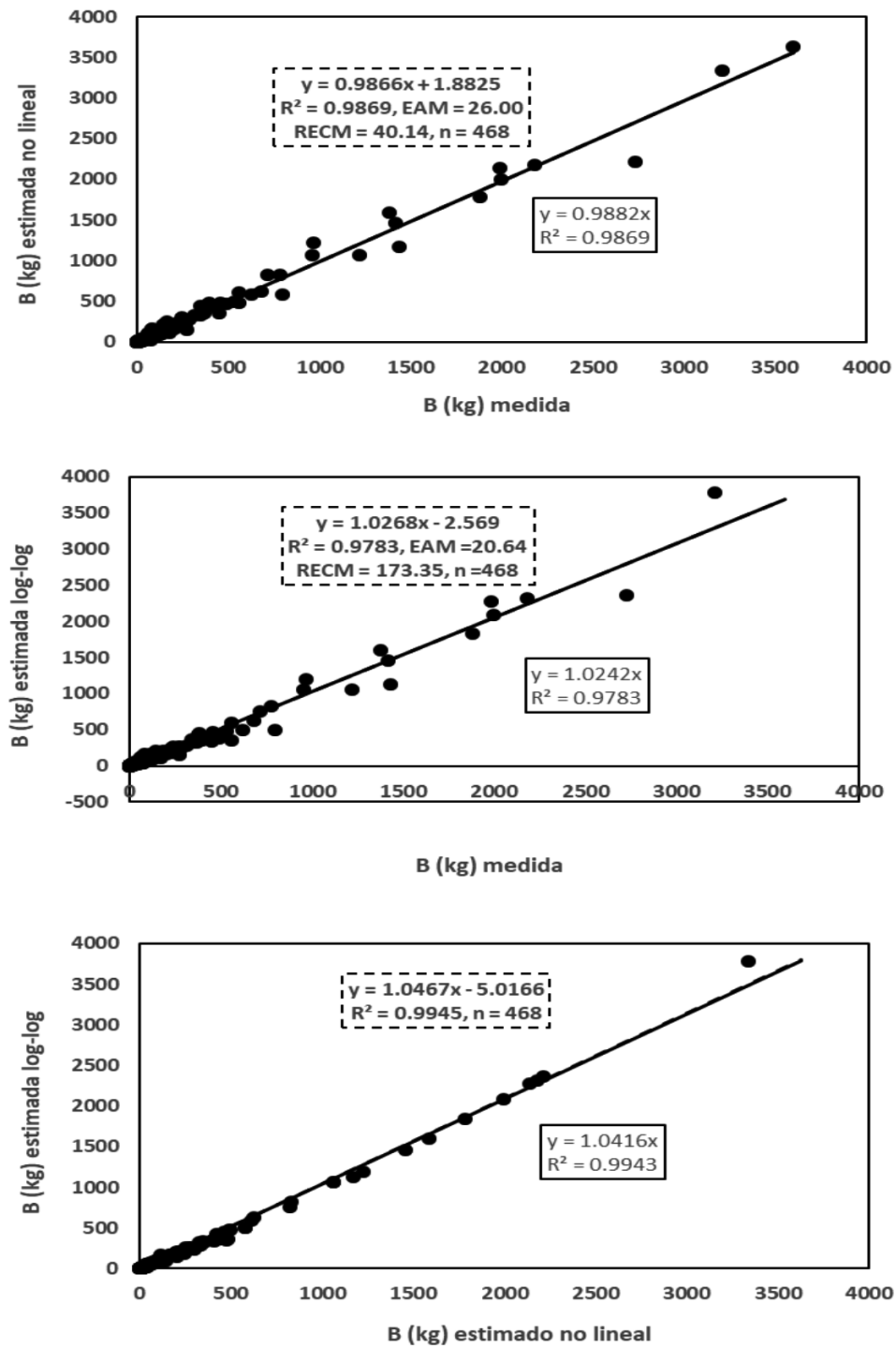


FIGURA 11. Resultados de las regresiones no lineal, espacio log-log, así como la relación entre ellas.

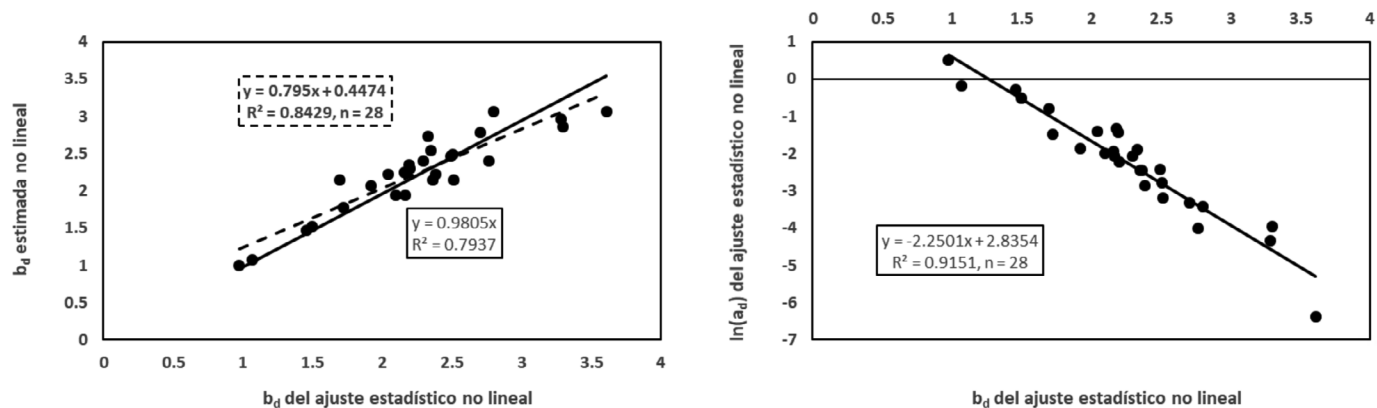


FIGURA 12. Relación entre el exponente  $b_d$  estimado directamente por regresión no lineal y el estimado por la ecuación (14) con los exponentes  $b_{hd}$  y  $b_v$ , además de la relación entre  $\ln(a_d)$  y  $b_d$  de las regresiones no lineales.

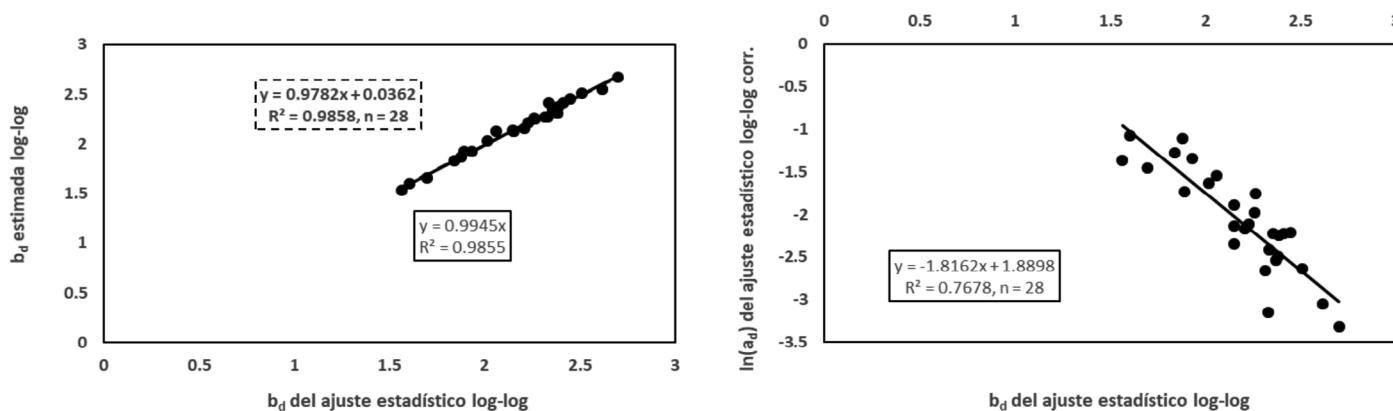


FIGURA 13. Relación entre el exponente  $b_d$  estimado directamente por regresión log-log y el estimado por la ecuación (14) con los exponentes  $b_{hd}$  y  $b_v$ , además de la relación entre  $\ln(a_d)$  y  $b_d$  de las regresiones log-log.

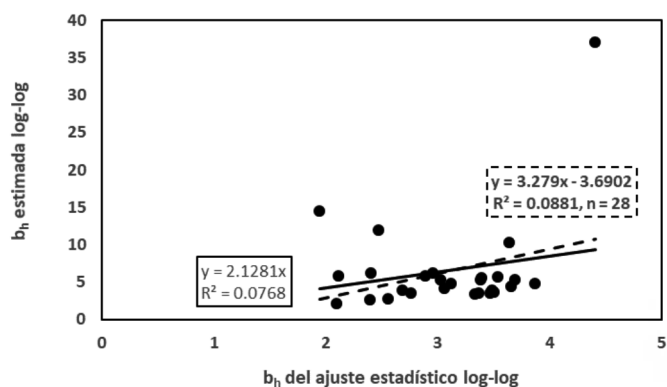


Figura 14. Relación entre el exponente  $b_h$  estimado directamente por regresión en el espacio log-log y el estimado por la ecuación (16).

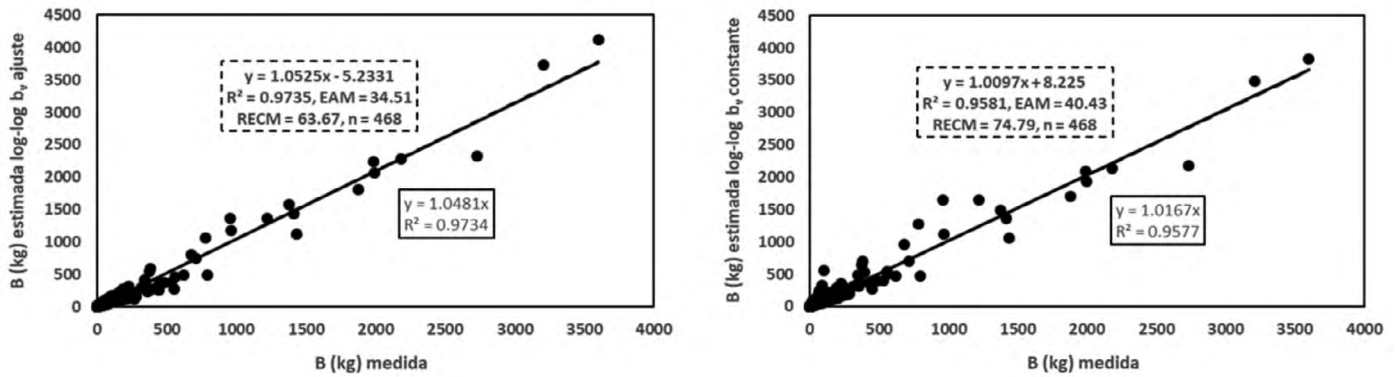


FIGURA 15. Relación entre el valor estimado y medido de la biomasa, para el caso de  $b_v$  estimado de la relación (14) y el caso con  $b_v = 0.915$  (constante general).

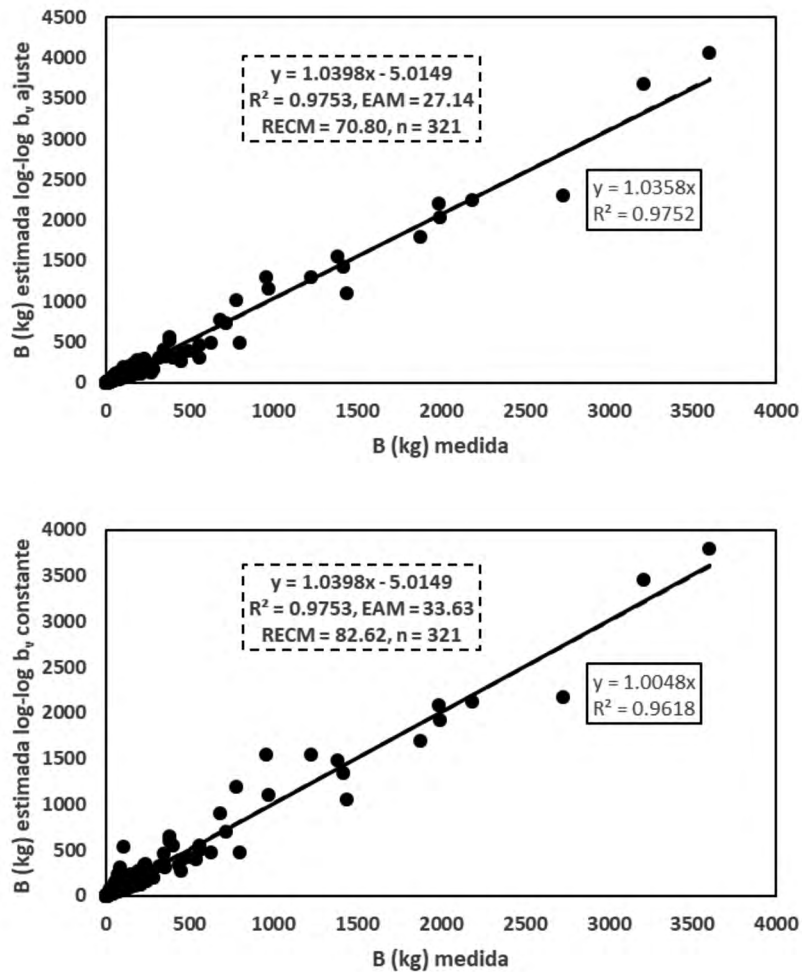


FIGURA 16. Relación entre el valor estimado de biomasa y el medido para el caso de  $b_v$  calculado de la relación (14) y el caso con  $b_v = 0.915$  (constante general), para los casos de  $R^2 > 0.89$  de la relación B-D y  $R^2 > 0.6$  de H-D, espacio log-log, con el uso de  $\ln(a_d) = 2.5463 - 2.0729b_d$  estimada de las regresiones.

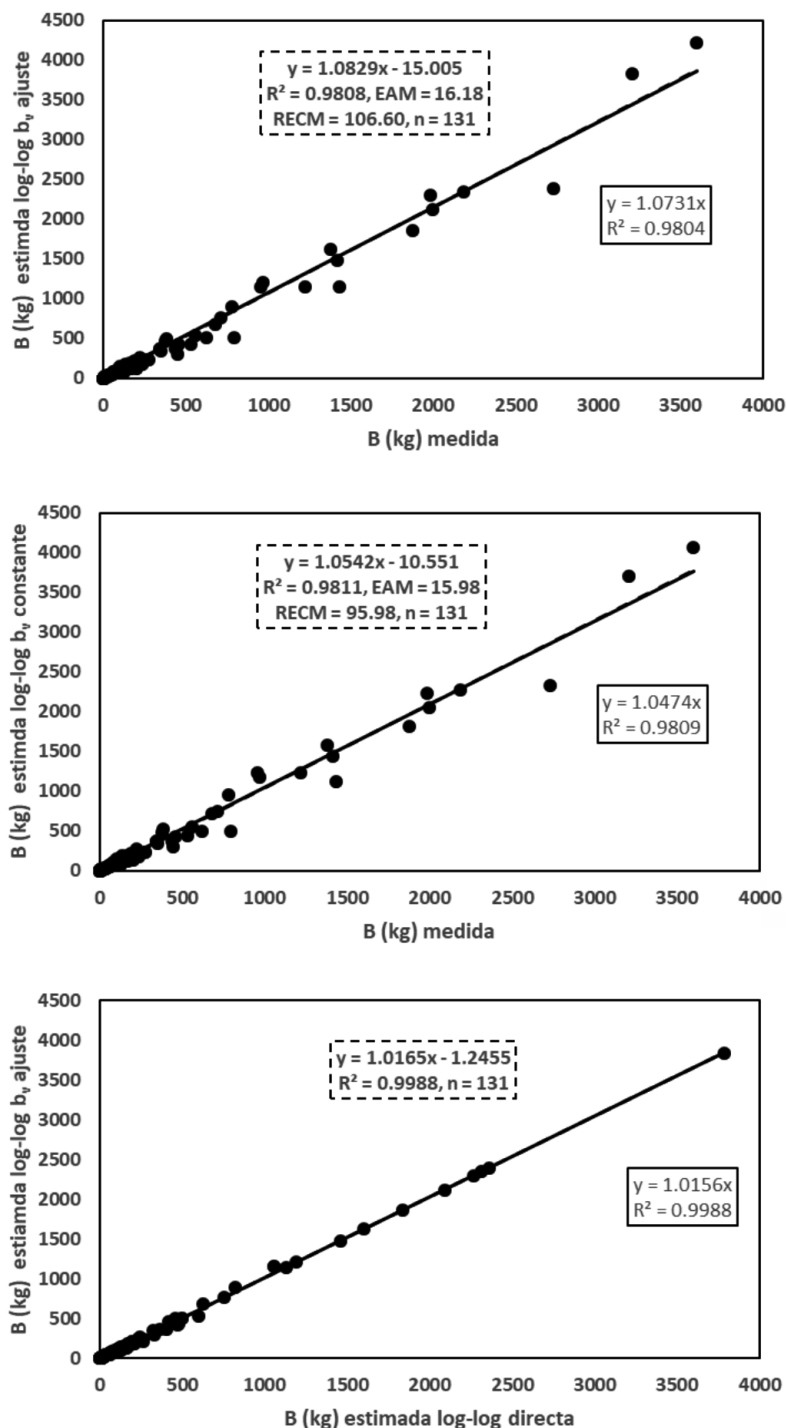


Figura 17. Relación entre el valor de biomasa estimado y el medido, para el caso de  $b_v$  obtenido de la relación (14) y, con  $b_v = 0.915$  (constante general), con  $R^2 > 0.9$  de la relación B-D y  $R^2 > 0.9$  de H-D, espacio log-log, con el uso de  $\ln(a_d) = 5.1299 - 3.0868b_d$  estimada de las regresiones y de la relación entre las estimaciones por regresión en el espacio log-log directa y las realizadas con  $b_v$  a partir de la ecuación (14).

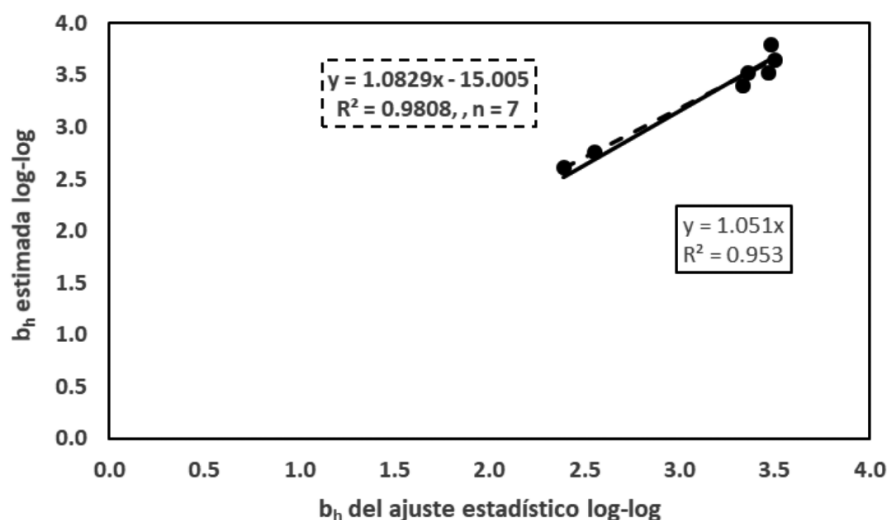


FIGURA 18. Relación entre el exponente  $b_h$  estimado por regresión en el espacio log-log y el obtenido con la ecuación (16), caso de relaciones B-D y H-D con  $R^2 > 0.9$ , en el espacio log-log.

## DISCUSIÓN

La compilación de bases de ecuaciones alométricas ajustadas por especies o grupos de ellas y por regiones geográficas se ha planteado en términos globales (Henry *et al.*, 2013), mediante el uso de guías para su documentación (Cifuentes *et al.*, 2014), así como por la implementación métodos que permiten utilizarlas para inventarios forestales nacionales (Henry *et al.*, 2015). Sin embargo, para ampliar estos esfuerzos de compilación es necesario eliminar las restricciones del intercambio de datos para su interoperabilidad (Cifuentes *et al.*, 2015; Vargas *et al.*, 2017).

El desarrollo de ecuaciones alométricas para la estimación de la biomasa aérea total o volumen del fuste de especies arbustivas y arbóreas se ha planteado bajo dos enfoques: el uso de ecuaciones locales y, el de ecuaciones generalizadas. En el primer caso, resulta poco práctico desarrollar ecuaciones para cada especie y para cada sitio o región, haciendo económicamente inviable este enfoque; aunque los esfuerzos de compilación son encomiables (Cifuentes *et al.*, 2014). Para el caso de las ecuaciones generalizadas, existen dos metodologías: usar bases de datos de mediciones de campo de especies y regiones representativas para desarrollar las ecuaciones generales (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012) y, usar

los datos que se generan directamente de las ecuaciones específicas (Pastor *et al.*, 1984; Jenkins *et al.*, 2003; Muukkonen, 2007).

En la figura 19 se muestra la aplicación de los dos enfoques de desarrollo de ecuaciones generalizadas con datos de siete sitios de muestreo de mezquite, *Prosopis laevigata* (Mendez *et al.*, 2012), con ajustes por regresión no lineal. Se presentan los resultados obtenidos con la ecuación generalizada ajustada a los datos originales y la ecuación ajustada a datos obtenidos a intervalos regulares de las ecuaciones alométricas ajustadas. Como se observa, los procesos de estimación generan resultados diferentes, por lo que no resulta conveniente usar datos obtenidos directamente de las ecuaciones ajustadas, sino que es necesario contar con los datos que se usaron originalmente para la elaboración de las ecuaciones alométricas, tal como propone la iniciativa de la base de datos BAAD (Falster *et al.*, 2015).

De acuerdo con los métodos que se presentan, es necesario, al menos, incluir las relaciones B-D<sup>2</sup>H, B-D, H-D, en las iniciativas de compilación de bases de parámetros de ecuaciones alométricas. El uso de la relación  $B = a_p D^{b_p} H^{c_p}$  presenta un parámetro adicional a la relación  $B = a_v (D^2 H)^{b_v}$  por lo que, de acuerdo con el principio de parsimonia, no se





requiere una complejidad extra. En lo general, para simplificar el proceso de estimación es necesario el uso de una relación lineal  $B = f(D, H)$ , de tal manera que se evite el uso del parámetro  $b_v$  y baste con conocer el exponente  $b_{hd}$ , al que se accede fácilmente con la información de muestreo en campo.

La relación entre  $a_d$  y  $b_d$  depende de las unidades de medida (escala), por lo que al modificar  $q$  en la relación (30), para estimar la relación de la ecuación (24), se obtiene la correlación deseada, lo que puede constituir un artefacto de método (Palmer, McGlinn y Fridley, 2008) susceptible de utilizarse a conveniencia; aunque esto es un argumento con lógica circular. Como ejemplo de lo anterior, en la figura 20 se muestran, para los sitios de mezquite, distintos casos de uso de valores de  $q$  para obtener coeficientes de correlación altos, cambio en la tendencia (de inversa a directamente proporcional), así como de no correlación (cuando las rectas del espacio log-log pasan por el punto de intersección de  $q = 1$ ).

La metodología propuesta en el presente estudio, basada en propiedades matemáticas simples, permite el desarrollo de una estrategia local (relación H-D) para ajus-

tar los modelos alométricos, evitando así el uso de ecuaciones generalizadas u otro tipo de enfoques empíricos.

## CONCLUSIONES

Los desarrollos teóricos, con base en matemáticas simples, que se exponen en el presente estudio sustentan un cambio de paradigma en la alometría de plantas leñosas que permite romper el estancamiento de la discusión entre modelos alométricos locales y generales. Los enfoques que se utilizan en la actualidad desaprovechan mucha de la información proveniente de los muestreos en campo bajo la premisa de que se requiere de la inclusión de un mayor número de variables (p.ej. altura total), además del diámetro normal, para reducir el error de estimación de carbono y biomasa.

El enfoque estadístico, del que se ha abusado en las aplicaciones alométricas, generalmente se usa más como herramienta de decisión que de análisis con un fundamento matemático sólido. La aplicación de este paradigma resulta costosa y con un fuerte sesgo hacia un análisis parcial del problema de estimación que desaprovecha las simetrías (patrones) del proceso.

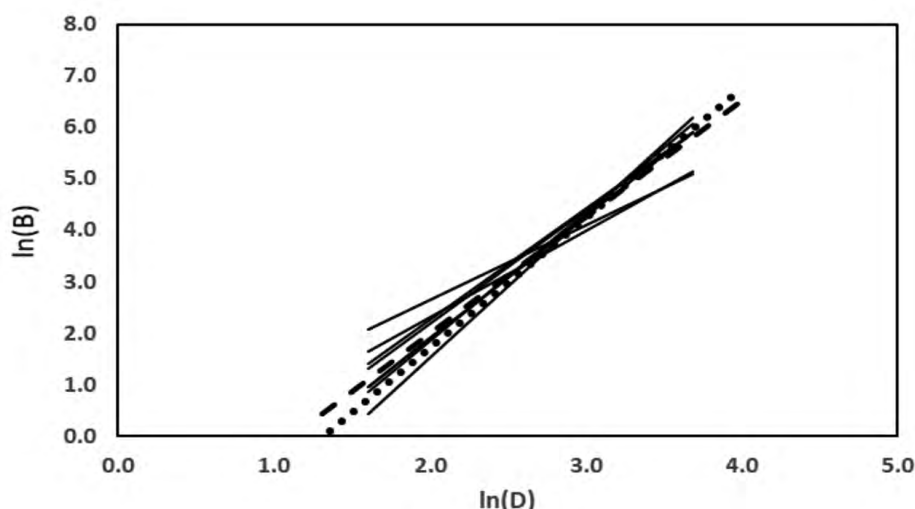


FIGURA 19. Ecuaciones generalizadas para el caso de siete sitios de muestreo de mezquite, *Prosopis laevigata* (Mendez *et al.*, 2012). La línea punteada representa el ajuste a los datos originales B-D y la línea quebrada el ajuste a los puntos generados directamente de las ecuaciones alométricas con valores de D espaciados a intervalos regulares.

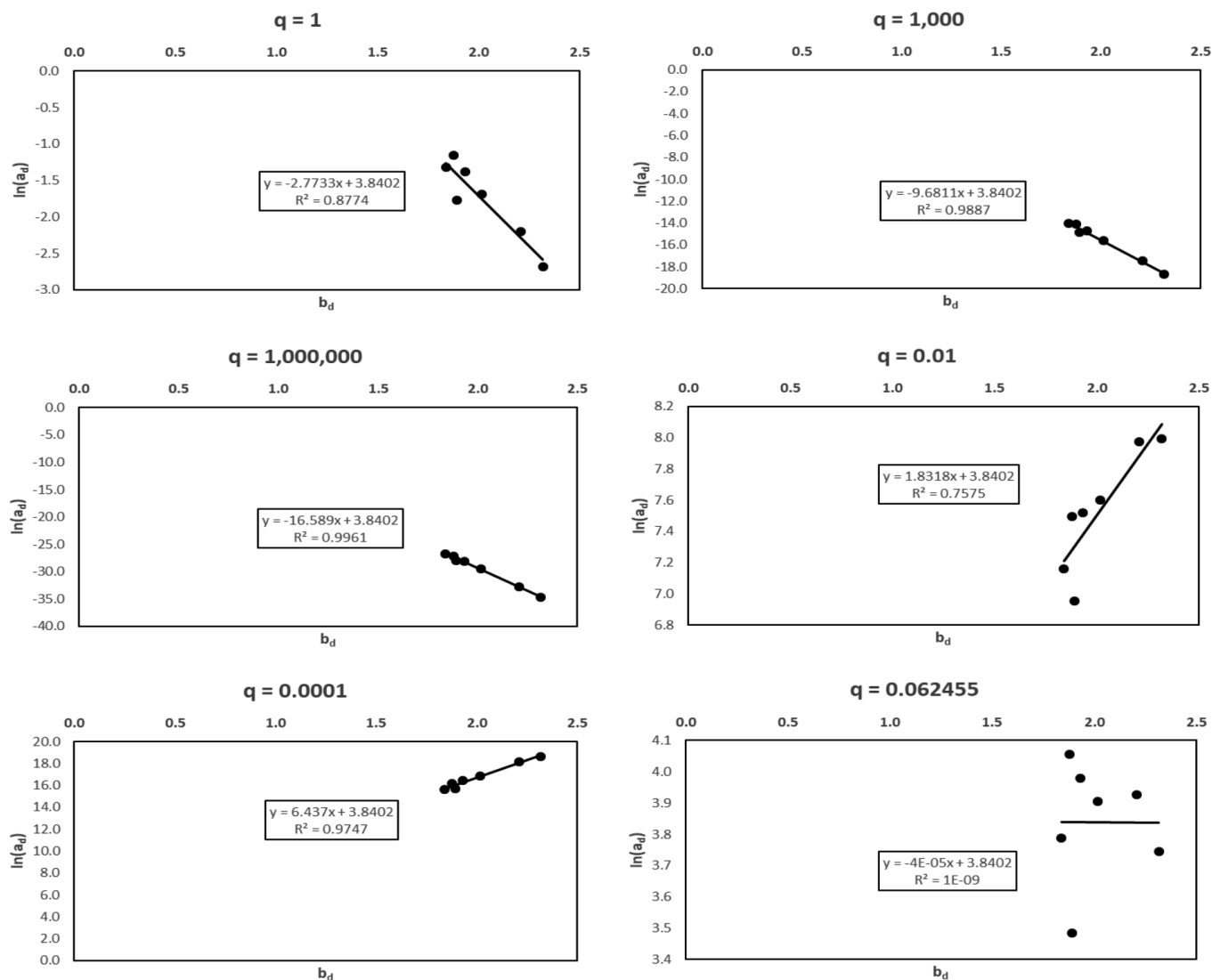


FIGURA 20. Relaciones entre  $b_d$  y  $\ln(a_d)$  en función de  $q$ , Ecuación (30), para el mezquite.

La metodología que se propone en este trabajo permite realizar estimaciones comparables con los métodos alométricos directos, solo mediante el uso de la relación alométrica entre la altura y la biomasa aérea total (volumen del fuste o total, o carbono), la cual generalmente está disponible en los inventarios forestales actuales. En lo general, el uso de una relación lineal entre la biomasa y un par de variables (diámetro normal y altura total) simplifica el problema a solo la consideración de la relación alométrica entre el par de variables seleccionadas.

El uso de la altura como variable en los desarrollos que se presentan puede cambiarse por atributos de la copa de los árboles (Goodman *et al.*, 2014; Ploton *et al.*, 2016; Chuyong *et al.*, 2016), especialmente para el caso de arbustos o árboles con ramificaciones en la base o cerca de esta, ya que la dimensión de la copa es un buen estimador de la biomasa (Hughes, Varner y Blankenship, 1987; Mason *et al.*, 2014), hecho que se explorará en otro trabajo de los autores.



## REFERENCIAS

- Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez-Martínez, A., & Etchevers-Barra, J. D. (2002). Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, 36(6), 725-736.
- Acosta-Mireles, M. (2003). *Diseño y aplicación de un método para medir los almacenes de carbono en sistemas con vegetación forestal y agrícolas de ladera en México*. Tesis de Doctorado en Ciencias, Colegio de Posgraduados, Montecillos, México. 135 p.
- Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., & Rapp, M. (2000). Relationship between forest tree species stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science*, 57(4), 313-324. doi: 10.1051/forest:2000122
- Avendaño, D. M., Acosta, M., Carrillo, F., & Etchevers, J. D. (2009). Estimación de biomasa y carbono en un bosque de *Abies religiosa*. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 32(3), 233-238. doi: 10.35196/rfm.2009.3.233-238
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, 2(1), 49-53. doi:10.1139/x72-009
- Beauchamp, J., & Olson, J. (1973). Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. *Ecology*, 54(6), 1403-1407. doi:10.2307/1934208
- Bradu, D., & Mundlak, Y. (1970). Estimation in lognormal linear models. *Journal of the American Statistical Association*, 65(329), 198-211. doi:10.2307/2283587
- Brown, S., Gillespie, A. J. R., & Lugo, A. E. (1989). Biomass estimation for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35(4), 881-902. doi: 10.1093/forestscience/35.4.881
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass change of tropical forests, a primer*. Forest Resources Assessment Publication. Forestry Papers 134, FAO, Rome.
- Cannell, M. G. R. (1984). Woody biomass of forest stands. *Forest Ecology and Management*, 8, 299-312. doi: 10.1016/0378-1127(84)90062-8
- Case, B. S., & Hall, R. J. (2008). Assessing prediction errors of generalized tree biomass and volume equations for the boreal forest of west-central Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 38(4), 878-889. doi: 10.1139/x07-212
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1443), 409-420. doi: 10.1098/rstb.2003.1425
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. S., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Maavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190. doi: 10.1111/gcb.12629
- Chave, J., Riéra, B., & Dubois M. A. (2001). Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, 17(1), 79-96. doi 10.1017/S0266467401001055
- Chuyong, G. D., Droissart, V., Fayolle, A., Calisto, G. R., Henry, M., Guy Kamdem, N., Katembo, M. J., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., & Péliissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi:10.5194/bg-13-1571-2016
- Cifuentes, J. M., Henry, M., Réjou, M., Wayson, C., Zapata, M., Piotto, D., Alice, F., Castañeda, L. H., Castellanos, L. E., Cuenca, L. R., Cueva, R. K., del Águila, P. J., Duque, M. A., Fernández, V. J., Jiménez, G. A., López, O.,

- Marklund, L., Michel, F. J., Milla, F., Nívar Ch., J., Ortiz, M. E., Pérez, J., Ramírez, Z. C., Rangel, G. C., Rubilar, P. C., Saint-André, L., Sanquetta, C., Scott, C., & Westfall, J. (2014). Guidelines for documenting and reporting tree allometric equations. *Annals of Forest Science*, 72(6), 1-6. doi: 10.1007/s13595-014-0415-z
- Cifuentes, Jara, M., Henry, M., Réjou, M., Lopez, O. R., Wayson, C., Michel, F., Castellanos, E., Zapata, C., Piotto, D., Alice, G., Castañeda, L., Cuenca, L., Cueva, R., del Águila, P., Duque, Á. M., Fernández, J. V., Jiménez, A. G., Marklund, L. G., Milla, F., Nívar, J. J., Ortiz, E. M., Pérez, J., Ramírez, C. Z., Rangel, L. G., Rubilar, R. P., Saint-André, L., Sanquetta, C., Scott, C., & Westfall, J. (2015). Overcoming obstacles to sharing data on tree allometric equations. *Annals of Forest Science*, 72, 789-794. doi: 10.1007/s13595-015-0467-8
- Clifford, D., Cressie, N., England, J. R., Roxburgh, S. H., & Paul, K. I. (2013). Correction factors for unbiased, efficient estimation and prediction of biomass from log-log allometric models. *Forest Ecology and Management*, 310, 375-381. doi: 10.1016/j.foreco.2013.08.041
- Crow, E. L., & Shimizu, K. (1988). *Lognormal distributions. Theory and applications*. Dekker. New York.
- Cunia, T. (1987). Construction of tree biomass tables by linear regression techniques. En: E. H. Wharton & T. Cunia. (Eds.). *Estimating tree biomass regressions and their error* (pp. 27-36). USDA Forest Service. General Technical Report NE-GTR-117.
- Dawkins, H. C. (1963). Estimating total volumen of some Caribbean trees. *Caribbean Forester*, 22(1), 62-63.
- Djomo, A. N., Ibrahima, A., Saborowski, J., & Gravenhorst, G. (2010). Allometric equations for biomass estimation in Cameroon and pan moist tropical equation including biomass data from Africa. *Forrest Ecology and Management*, 260(10), 1873-1885. doi: 10.1016/j.foreco.2010.08.034
- Dralle, D., Karst, N., & Thompson, S. E. (2015). a, b careful: The challenge of scale invariance for comparative analyses in power law models of the streamflow recession. *Geophysical Research Letters*, 42(21), 9285-9293. doi: 10.1002/2015GL066007.
- Duan, N. (1983). Smearing estimate: a nonparametric retransformation method. *Journal of the American Statistical Association*, 78(383), 605-610. doi:10.1080/01621459.1983.10478017
- El-Shaarawi, A. H., & Viveros, R. (1997). Inference about the mean in log-regression with environmental applications. *Environmetrics*, 8(5), 569-582.
- Falster, D., Duursma, R. A., Ishihara, M. I., Barneche, D. R., FitzJohn, R. G., Varhammar, A., Aiba, M., Ando, M., Anten, N., Aspinwall, M. J., Baltzer, J. L., Baraloto, C., Battaglia, M., Battles, J. J., Bond, B. L., van Breugel, M., Camac, J., Claveau, Y., Coll, L., Dannoura, M., Delagrangre, S., Domec, J. C., Fatemi, F., Feng, W., Gargaglione, V., Goto, Y., Hagihara, A., Hall, J. S., Hamilton, S., Harja, D., Hiura, T., Holdaway, R., Hutley, L. S., Ichie, T., Jokela, E. J., Kantola, A., Kelly, J. W. G., Kenzo, T., King, D., Kloeppel, B. D., Kohyama, T., Komiyama, A., Laclau, J. P., Lusk, C. H., Maguire, D. A., le Maire, G., Mäkelä, A., Markesteijn, L., Marshall, J., McCulloh, K., Miyata, I., Mokany, K., Mori, S., Myster, R. W., Nagano, M., Naidu, S. L., Nouvellon, Y., O'Grady, A. P., O'Hara, K., Ohtsuka, T., Osada, N., Osunkoya, O. O., Peri, P. L., Petritan, A. M., Poorter, L., Porthsmuth, A., Potvin, C., Ransijn, J., Reid, D., Ribeiro, S. C., Roberts, S. D., Rodriguez, R., Saldana, A., Santa-Regina, I., Sasa, K., Selaya, N. G., Sillett, S. C., Sterck, F., Takagi, K., Tange, T., Tanouchi, H., Tissue, D., Umehara, T., Utsugi, H., Vadeboncoeur, M. A., Valladares, F., Vanninen, P., Wang, J. R., Wenk, E., Williams, R., de Aquino Ximenes, F., Yamaba, A., Yamada, T., Yamakura, T., Yanai, R. D., & York, R. A. (2015). BAAD: A Biomass And Allometry Database for woody plants. *Ecology* 96(5), 1445. doi: 10.1890/14-1889.1
- Fayolle, A., Loubota Panzou, G. J., Drpuet, T., Swaine, M. D., Bauwens, S., Vlrminckx, J., Biwole, A., Lejeune, P., & Doucet, J. L. (2016). Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42-50. doi: 10.1016/j.foreco.2016.04.033
- Fehrmann, L., & Kleinn, C. (2006). General considerations about the use of allometric equations for biomass estima-



- tion on the example of Norway spruce in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 236, 4112-421. doi: 10.1016/j.foreco.2006.09.026
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S., Quesada, C. A., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J., Berry, N. J., Bird, M., Brondizio, E. S., de Camargo, P., Chave, J., Djagbletey, G., Dominguez, T. F., Drescher, M., Fernside, P. M., Franca, M. B., Fyllas, N. M., Lopez, G., Hladik, A., Higuchi, N., Hunter, M. O., Lida, Y., Salim, K. A., Kassim, A. R., Keller, M., Kemp, J., King, D. A., Lovett, J. C., Marimom, B. S., Marimon, B. H., Lenza, E., Marshall, A. R., Metcalfe, D. J., Mictchard, E. T. A., Moran, E. F., Nelson, W. B., Nilus, R., Nogueira, E. M., Palace, M., Patiño, S., Peh, K. S. H., Raventos, T., Reitsma, J. M., Saiz, Schrod, F., Sonké, B., Taedoumg, H. E., Tan, S., White, L., Wöll, H., & Lloyd, J. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 8(5), 1081-1106. doi:10.5194/bg-8-1081-2011
- Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brien, R. J. W., Gloor, M., Monteagudo, M., Lopez, G., Banin, L., Abu, K. S., Affum, K. B., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragao, L., Araujo, A., Arets, E. J. M., Arroyo, L., Aymard, G. A., Baker, T. R., Bánki, O. S., Berry, N. J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J. A., Alvarez, E., de Oliveira, A., Di Fiore, A., Djagbletey, G., Dominguez, T. E., Erwin, T. L., Fearnside, P. M., Franca, M. B., Freitas, M. A., Higuchi, N., Honorio, E., Lida, Y., Jiménez, E., Kassim, A. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lovett, J. C., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Neill, D. A., Nelson, B. W., Nilus, R., Nogueira, E. M., Parada, A., Peh, K. S. H., Pena, A. C., Peñuela, M. C., Pitman, N. C. A., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez, H. A., Reitsma, J. M., Ruelas, A., Saiz, G., Salomao, R. P., Schwarz, M., Silva, N., Silva, J. E., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H. E., Tan, S., Teer, H. S., Terborgh, J., Torello, M. R., van der Heijden, G. M. F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V. A., White, L., Wilcock, S., Woell, H., & Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9(8), 3381-3403. doi: 10.5194/bg-9-3381-2012
- Finney, D. J. (1941). On the distribution of a variable whose logarithm is normally distributed. *J. Royal Stat. Sci. Series B*, 7(2), 155-161. doi: 10.2307/2983663
- Forrester, D. I., Tachauer, I. H. H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz, R. P., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T., Chakraborty, T., Saha, S., & Sileshi, G. W. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396, 160-175. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011
- Gavrikov, V. L. (2017). Relationships between relationships in forest stands: intercepts and exponents analyses. *J. For. Res.*, 29(3), 575-582. doi: 10.1007/s11676-017-0475-7.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40(5), 748-758. doi: 10.1093/icb/40.5.748
- Genet, A., Wernsdörfer, H., Jonard, M., Pretzsch, H., Rauch, M., Ponette, Q., Nys, C., Legout, A., Ranger, J., Vallet, P., & Saint-André, L. (2011). Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1188-1202. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.034
- Goodman, R. C., Phillips, O. L., & Baker, T. R. (2014). The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, 24(4), 680-698. doi: 10.1890/13-0070.1
- Goussanou, C. A., Guendehou, S., Assogbadjo, A. E., Kaire, M., Sinsin, B., & Cuni, A. S. (2016). Specific and generic stem biomass and volume models of tree species in a West African tropical semi-deciduous forest. *Silva Fennica*, 50(2). doi: 10.14214/sf.1474
- Henry, M., Bombelli, A., Trotta, C., Alessandrini, A., Birigazzi, L., Sola, G., Vieilledent, G., Santenoise, P., Longuetaud, F., Valentini, R., Picard, N., & Saint-André, L. (2013). GlobAllomeTree: international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 0, 326-330. doi: 10.3832/for0901-006
- Henry, M., Cifuentes, M. J., Réjou, M., Piotto, D., Fuentes, J. M., Wayson, C., Guier, F. A., Castañeda, H. L., Castellanos, E. L., Cuenca, R. L., Cueva, K. R., del Águila, J. P.,

- Duque, Á. M., Fernández, J. V., Jiménez, A. G., López, O. R., Marklund, L. G., Milla, F., Návar Ch., J. J., Ortiz, E. M., Pérez, J., Ramírez, C. Z., Rangel, L. G., Rubilar, R., Sanquetta, P. C., Scott, C., Westfall, J., Zapata, M. C., & Saint-André, L. (2015). Recommendations for the use of tree models to estimate national forest biomass and assess their uncertainty. *Annals of Forest Science*, 72, 769-777. doi: 10.1007/s13595-015-0465-x
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., Manlay, R. J., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2011). Estimating tree biomass of Sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B), 477-569. doi: 10.14214/sf.38
- Hersh, A. H. (1931). Facet number and genetic growth constants in bar-eyed stocks of *Drosophila*. *The Journal of Experimental Zoology*, 60(2), 213-248. doi: 10.1002/jez.1400600204
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B & Jaramillo, V. (1999). Biomass, carbon, and nutrient dynamic of secondary forests in humid tropical region of México. *Ecology*, 80(6), 1892-1907. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1892:BCAN-DO]2.0.CO;2
- Hughes, H. G., Varner, L. W., & Blankenship, L. H. (1987). Estimating shrub production from plant dimensions. *Journal of Range Management*, 40(4), 367-369. doi: 10.2307/3898739
- Hui, C., Terblanche, J. S., Chown, S. L., & McGeoch, M. A. (2010). Parameter landscapes unveil the bias in allometric prediction. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 69-74. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00005.x
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193-1204. doi: 10.1002/ece3.1328
- Huxley, J. S. (1924). Constant differential growth ratios and their significances. *Nature*, 114(), 895-896. doi: 10.1038/114895a0
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth*. New York: The Dial Press.
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35. doi: 10.1093/forestscience/49.1.12
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2004). *Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species. General Technical Report NE-319*. Northeastern Research Station. USDA Forest Service, Newton Square, PA. 47 p.
- Jokela, E. J., Shannon, C. A., & White, E. H. (1981). Biomass and nutrient equations for mature *Betula papyrifera* Marsh. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(2), 298-304. doi: 10.1139/x81-040
- Kaitaniemi, P. (2008). How to derive biological information from the value of the normalization constant in allometric equations. *PLoS ONE*, 3, e1932. doi: 10.1371/journal.pone.0001932
- Ketterings, Q. M., Coe, R., van Noordwijk, M., Ambagau, Y., & Palm, C. A. (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146(1-3), 199-209. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00460-6
- Lambert, M. C., Ung, C. H., & Raulier, F. (2005). Canadian national tree aboveground biomass equations. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(8), 1996-2018. doi: 10.1139/x05-112
- Lee, C. Y. (1982). Comparison of two correction methods for the bias due to the logarithmic transformation in the estimation of biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(2), 326-331. doi: 10.1139/x82-047
- Lines, E.R., Zavala, M. A., Purves, D. W., & Coomes, D. A. (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 1017-1028. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x
- Lumer, H. (1936). The relation between b and k in systems of relative growth functions of the form  $Y = bX^k$ . *The American Naturalist*, 70, 188-191.
- Lumer, H. (1939). The dimensions and interrelationship of the relative growth constants. *American Naturalist*, 73, 339-345.



- Lumer, H., Anderson, B. G., & Hersh, A. H. (1942). On the significance of the constant  $b$  in the law of allometry  $Y=bX^a$ . *American Naturalist*, 76, 364-375.
- Mason, N. W. H., Beets, P.N., Payton, I., Burrows, L., Holdaway, R. J., & Carswell, F. E. (2014). Individual-based allometric equations accurately measure carbon storage and sequestration in shrublands. *Forests*, 5(2), 309-324. doi: 10.3390/f5020309
- Méndez, G., J., Turlan, O. A., Ríos, J. C. S., & Nájera, J. A. L. (2012). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de *Prosopis laevigata* (Humb. and Bonpl. Ex Willd.) M. C. Johnst. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13), 57-72.
- Miller, D. M. (1984). Reducing transformation bias in curve fitting. *The American Statistician*, 38(2), 124-126. doi: 10.1080/00031305.1984.10483180
- Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175-183. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x
- Motulsky, H. J., & Ransnas, L. A. (1987). Fitting curves to data using nonlinear regression: a practical and nonmathematical review. *The FASEB Journal*, 1(5), 365-374. doi: 10.1096/fasebj.1.5.3315805
- Muukkonen, P. (2007). Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *European Journal of Forest Research*, 126(2), 157-166. doi: 10.1007/s10342-007-0168-4
- Nájera, J. A. (1999). *Ecuaciones para estimar biomasa, volumen y crecimiento en biomasa y captura de carbono en diez especies típicas del matorral espinoso Tamaulipeco del nordeste de México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León. 98 p.
- Návar, J. J. (2009a). Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of Northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 427-434. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.028
- Návar, J. J. (2009b). Biomass component equations for Latin American species and group of species. *Annals of Forest Science*, 66(2), 1-8. doi: 10.1051/forest/2009001
- Návar, J. J. (2010a). Biomass allometry for tree species of Northwestern Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(3), 507-517.
- Návar, J. J. (2010b). Measurement and assessment methods of forest aboveground biomass: a literature review and challenges ahead. En: M. Momba & F. Bux. *Biomass. Intech*. Sciyo, Croatia.
- Návar, J., Nájera, J., & Jurado, E. (2001). Preliminary estimates of biomass growth in the Tamaulipan thornscrub in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 47(3), 281-290. doi: 10.1006/jare.2000.0708
- Návar, J., Nájera, J., & Jurado, E. (2002). Biomass estimation equations in the Tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 52(2), 167-179. doi: 10.1006/jare.2001.0819
- Návar, J., Ríos, J. S., Pérez, G. V., de J. Rodríguez, F., & Domínguez, P. A. (2013). Regional aboveground biomass equations for North American arid and semi-arid forests. *Journal of Arid Environments*, 97, 127-135. doi: 10.1016/j.jaridenv.2013.05.016
- Ngomanda, A., Engone, N. L., Lebamba, J., Moundounga, Q., Gomat, H., Sidoine Mankou, G., Loumeto, J., Midoko, D., Koss, F., Zinga, R., Botsika, K. H., Mikala, C., Nyan-gadouma, R., Lépengué, N., Mbatchesi, B., & Picard, N. (2013). Site-specific versus pantropical allometric equations: which option to estimate the biomass of a moist central African forest? *Forest Ecology and Management*, 312, 1-9. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.029
- Nickless, A., Scholes, R. J., & Archibald, S. (2011). A method for calculating the variance and confidence intervals for tree biomass estimates obtained from allometric equations. *South African Journal of Science*, 107(5-6), 86-95. doi: 10.4102/sajs.v107i5/6.356
- Niklas, K. J. (1994). *Plant allometry, the scaling of form and process*. Chicago: University of Chicago Press. 365 p.
- Nuno, A., Tomé, M., Tomé, J., Soares, P., & Fontes, L. (2007). Effect of tree, stand, and site variables on the allometry of *Eucalyptus globulus* tree biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(5), 895-906. doi: 10.1139/X06-276
- O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R., & Foster, R. B. (1995). Diameter, height, crown, and age relationships

- in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76(6), 1926-1939. doi: 10.2307/1940724
- Packard, G. C. (2009). On the use of logarithmic transformation in allometric analyses. *Journal of Theoretical Biology*, 257(3), 515-518. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.10.016
- Packard, G. C. (2017). Misconceptions about logarithmic transformation and the traditional allometric method. *Zoology*, 217, 115-120. doi: 10.1016/j.zool.2017.07.005
- Packard, G. C., & Boardman, T. J. (2008). Model selection and logarithmic transformation in allometric analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(4), 496-507. doi: 10.1086/589110
- Packard, G. C., Birchard, G. F & Boardman, T. J. (2011). Fitting statistical models in bivariate allometry. *Biological Reviews*, 86(3), 549-563. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00160.x
- Palmer, M. W., McGlinn, D. J., & Fridley, J. D. (2008). Artifacts and artificions in biodiversity research. *Folia Geobotanica*, 43(3), 245-257. doi: 10.1007/s12224-008-9012-y
- Parresol, B. R. (1999). Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science*, 45(4), 573-593.
- Pastor, J., Aber, J. D., & Melillo, J. M. (1984). Biomass prediction using generalized allometric regressions for some north east tree species. *Forest Ecology and Management*, 7(4), 265-274. doi: 10.1016/0378-1127(84)90003-3
- Pattyn, F., & van Huele, W. (1998). Power law or power flaw? *Earth Surface Processes and Landforms*, 23(8), 761-767. doi: 10.1002/(SICI)1096-9837(199808)23:8<761::AID-ESP892>3.0.CO;2-K
- Paul, K. I., Roxburgh, S. H, Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., Bennet, L. T., Baker, T. G., Adams, M. A., Hustable, D., Montagu, K. D., Falster, D. S., Feller, M., Sochacki, S., Ritson, P., Bastin, G., Bartle, J., Wildy, D., Hobbs, T., Larmour, J., Waterworth, R., Stewart, H. T. L., Jonson, J., O'Grady, D. A., Green, D., Sudmeyer, R., Rance, S. J., Turner, J., Barton, C., Wenk, E. H., Grove, T., Attiwill, P. M., Pinkard, E., Butler, D., Broodsbank, K., Spencer, B., Snowdon, P., O'Brien, N., Battaglia, M., Cameron, D. M., Hamilton, S., McAuthur, G., & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continental scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106-2124. doi: 10.1111/gcb.13201
- Paz, F., Odi, M., Cano, A., Bolaños, M. A., & Zarco, A. (2009). Equivalencia ambiental en la productividad de la vegetación. *Agrociencia*, 43(6), 635-648.
- Pelletier, J., Kirby, K. R & Potvin, C. (2010). Significance of carbon stock uncertainties on emission reductions from deforestation and forest degradation in developing countries. *Forest Policy and Economics*, 24, 3-11. doi: 10.1016/j.forpol.2010.05.005
- Peterson, H., Holm, S., Stahl, G., Alger, D., Fridman, J., Lehtonen, A., & Makipaa, A. (2012). Individual tree biomass equations of biomass expansion factors for assessment of carbon stock changes in living biomass – A comparative study. *Forest Ecology and Management*, 270, 78-84. doi: 10.1016/j.foreco.2012.01.004
- Picard, N., Boyemba, F. B., & Rossi, V. (2015a). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(6), 811-823. doi: 10.1007/s13595-014-0434-9f
- Picard, N., Henry, M., Mortier, F., Trotta, C., & Saint-Andre, L. (2012). Using Bayesian model averaging to predict tree aboveground biomass in tropical moist forests. *Forest Science*, 58(1), 15-23. doi: 10.5849/forsci.10-083
- Picard, N., Rutishauser, E., Ploton, P., Ngomanda, A., & Henry, M. (2015b). Should tree biomass allometry be restricted to power models? *Forest Ecology and Management*, 356, 156-163. doi: 10.1016/j.foreco.2015.05.035
- Pilli, R., Anfidillo, T., & Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1), 583-593. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.004
- Ploton, P., Barbier, N., Takoudjou, S. M., Réjou, M., Boyemba, F. B., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R. C., Henry, M., Kamdem, N. G., Mukirania, J. K., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., & Péliissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown





- mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi: 10.5194/bg-13-1571-2016
- Price, C. A., Enquist, B. J., & Savage, V. M. (2007). A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(32), 13204-13209. doi: 10.1073/pnas.0702242104
- Rojas-García, F., de Jong, B. H. J., Martínez, P. Z., & Paz, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, 72(6), 835-864. doi: 10.1007/s13595-015-0456-y
- Schumacher, F. X., & Hall, F. S. (1933). Logarithmic expression of timber-tree volume. *Journal of Agricultural Research*, 47(9), 719-734.
- Shen, H., & Zhu, Z. (2008). Efficient mean estimation in log-normal linear models. *Journal of Statistical Planning and Inference*, 138, 552-567. doi: 10.1016/j.jspi.2006.10.016
- Sheng, W., & Zheng, S. (2011). Bias correction in logarithmic regression and comparison with weighted regression for non-linear models. *Nature Proceedings*. doi: 10.1038/npre.2011.6708.1.
- Sileshi, G. W. (2014). A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes, and corrective measures. *Forest Ecology and Management*, 329, 237-254. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.026
- Smith, R. J. (1993). Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 90(2), 215-228. doi: 10.1002/ajpa.1330900208
- Snowdon, P. (1991). A ratio estimator for bias correction in logarithmic regression. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(5), 720-724. doi: 10.1139/x91-101
- Sprugel, D. G. (1983). Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64(1), 209-210. doi: 10.2307/1937343
- Temesgen, H., Affleck, D., Poudel, K., Gray, A., & Sessions, J. (2015). A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4), 326-335. doi: 10.1080/02827581.2015.1012114
- Ter-Mikaelian, M. T., & Korzukhin, M. (1997). Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management*, 97(1), 1-24. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00019-4
- Thomas, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and biometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83(5), 556-566.
- Tjeuw, J., Mulia, R., Slingerland, M., & van Noordwijk, M. (2015). Tree or shrub: a functional branch analysis of *Jatropha curcas* L. *Agroforestry Systems*, 89(5), 841-856. doi: 10.1007/s10457-015-9819-5
- Turlan, O. A. (2011). *Ecuaciones alométricas para cuantificar biomasa aérea en siete poblaciones de Prosopis spp. en el norte-centro de México*. Tesis de Ingeniero Forestal, División de Agronomía, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Buenavista, Saltillo, Coahuila. 34 p.
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2001). Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainty associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648-1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018
- Vanninen, P., Ylitalo, H., Sievänen, R., & Mäkelä, A. (1996). Effects of age and quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees*, 10(4), 231-238. doi: 10.1007/BF02185674
- Vargas, B., Lope, C. A., Corral, J. J., Lopez, J. O., Aguirre, C. G., & Alvarez, J. G. (2017). Allometric equations for estimating biomass and carbon stocks in the temperate forests of North-Western Mexico. *Forests*, 8(269). doi: 10.3390/f8080269.
- Vargas, R., Alcaraz, D. S., Birdsey, R., Brunsell, N. A., Cruz, C. O., de Jong, B., Etchevers, J., Guevara, M., Hayes, D. J., Johnson, K., Loescher, H. W., Paz, F., Ryu, Y., Sanchez, Z & Toledo, K. P. (2017). Enhancing interoperability to facilitate implementation of REDD+: case study of Mexico. *Carbon Management*, 8(1), 57-65. doi: 10.1080/17583004.2017.1285177
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81(2), 259-291. doi: 10.1017/S1464793106007007

- Wayson, C. A., Carrillo, O. I., & Birdsey, R. A. (2015). Estimating uncertainty of allometric biomass equations with incomplete fit error information using a pseudo-data approach: methods. *Annals of Forest Science*, 72(6), 825–834. doi: 10.1007/s13595-014-0436-7
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular system. *Nature*, 400, 664–667. doi: 10.1038/23251
- White, J. F., & Gould, S. J. (1965). Interpretation of the coefficient in the allometric equation. *American Naturalist*, 99(904), 5–18. doi: 10.1086/282344
- Woods, K. D., Feiveson, A. H., & Botkin, D. B. (1991). Statistical error analysis for biomass density and leaf area index estimation. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(7), 974–989. doi: 10.1139/x91-135
- Wutzler, T., Wirth, C & Schumacher, J. (2008). Generic biomass functions for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Central Europe –predictions and components of uncertainty. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1661–1675.
- Zapata-Cuatas, C., Sierra, A., & Alleman, L. (2012). Probability distribution of allometric coefficients and Bayesian estimation of aboveground tree biomass. *Forest Ecology and Management*, 277, 173–179. doi: 10.1016/j.foreco.2012.04.030
- Zar, J. H. (1968). Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *BioScience*, 18(12), 1118–1120. doi: 10.2307/1294589
- Zhang, Z., Zhong, Q., Niklas, K. J., Cai, L., Yang, Y & Cheng, D. (2016). A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter, and stem volume scaling relationships. *Scientific Reports*, 6(1). doi: 10.1038/srep31008.
- Zianis, D. (2008). Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1400–1407. doi: 10.1016/j.foreco.2008.07.002
- Zianis, D., & Mencuccini, M. (2004). On simplifying analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187(2–3), 311–332. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.007
- Zianis, D., Muukkonen, P., Mäkipää, R., & Mencuccini, M. (2005). Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. The Finnish Society of Forest Science. *Silva Fennica Monographs* 4. ISBN 951-40-1984-9. 63 p

Manuscrito recibido el 14 de septiembre de 2018

Aceptado el 15 de enero de 2021

Publicado el 02 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Paz Pellat, F., Velázquez Rodríguez, A., Sánchez Sánchez, C., Salas Aguilar, V., Méndez González, J., Acosta Mireles, M., & Nájera Luna, J. A. (2021). Alometría generalizada para la estimación de la biomasa aérea total de plantas leñosas: marco teórico general y aplicaciones. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742442. doi: 10.21829/myb.2021.2742442



*Madera y Bosques*, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.